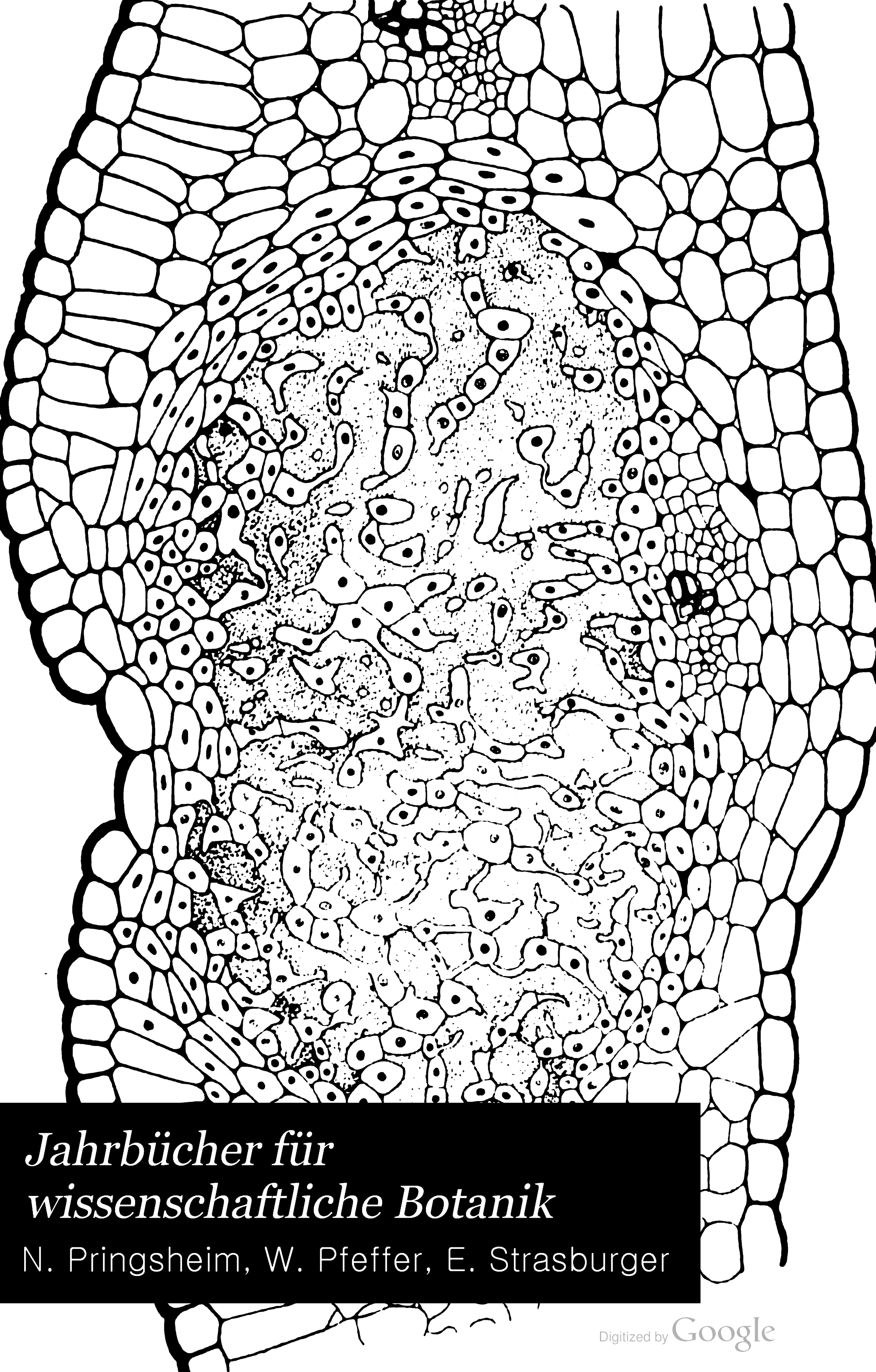

Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik
N. Pringsheim, W. Pfeffer, E. Strasburger
Digitized by Google

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer und **E. Strasburger**

Professor an der Universität Leipzig — Professor an der Universität Bonn

Siebenunddreissigster Band

Mit 16 lithographirten Tafeln und 43 Textabbildungen

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1902

Inhalt.

Verzeichniss der Tafeln.

Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichniss.

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer und **E. Strasburger**

Professor an der Universität Leipzig — Professor an der Universität Bonn

Siebenunddreissigster Band. Erstes Heft

Mit 3 Tafeln und 31 Textfiguren.

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1901

Alle Zusendungen für die Redaction bittet man zu richten an **Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. August bis 20. September nur an Gebrüder Borntraeger in Berlin SW. 46, Schönebergerstrasse 17a.**

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Ueber Bakterienknoten in den Blättern einiger Rubiaceen.

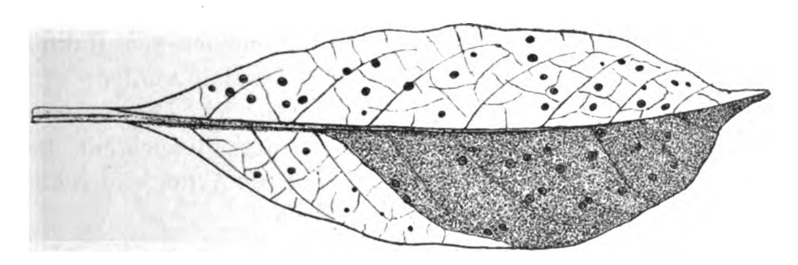
Von

A. Zimmermann, Buitenzorg.

Mit 9 Textabbildungen.

Die den Gegenstand der vorliegenden Mittheilung bildenden knotigen Verdickungen fielen mir zuerst bei einem im hiesigen botanischen Garten kultivirten, panachirten Exemplare von *Pavetta indica* L. in die Augen. Sie sind hier dadurch besonders bemerkenswerth, dass sie auch in den rein weissen Theilen des Blattes eine intensiv grüne Farbe besitzen (cf. Fig. 1). Bald stellte sich aber

Fig. 1.



Panachirtes Blatt von *Pavetta indica.* $^2/_3$ nat. Gr.

heraus, dass die gleichen Verdickungen auch an Pflanzen mit rein grünen Blättern constant vorkommen und zwar auch an solchen, die im Urwald gewachsen waren. Durch den Herrn Dr. Valeton wurde mir dann auch gütigst mitgetheilt, dass diese Verdickungen bei allen von ihm unterschiedenen Unterarten von *Pavetta indica* constant vorkommen und auch schon von Trimen[1]) in der Diagnose dieser Art erwähnt werden. Sie werden hier als „scattered large,

1) A Handbook to the Flora of Ceylon. Part. II, 1894, p. 349.

thickened, hard warts, more prominent above than beneath" bezeichnet. Ferner sind sie auch bereits im Botanical Register of exotic plants (Vol. 3, p. 198) abgebildet; in dem beistehenden Text werden sie dagegen nicht erwähnt.

Von Trimen (l. c., p. 351) wird ferner angegeben, dass auch *Pavetta angustifolia* Thw. ähnliche Warzen besitzt, was ich an einigen im hiesigen botanischen Garten befindlichen Exemplaren bestätigt fand. Allerdings sind die Verdickungen hier bedeutend kleiner als bei *Pavetta indica.* Dasselbe gilt von zwei Pflanzen, die im hiesigen Garten unter dem Namen *Pavetta lanceolata* Eckl. kultivirt werden.

Eine etwas abweichende Gestalt nnd Orientirung besitzen dagegen die Bakterienknoten bei einer Pflanze, die im hiesigen Garten den Namen *Grumilea mikrantha* trägt. Da diese Pflanze bisher noch nicht geblüht hat, war es leider nicht möglich, mit Sicherheit festzustellen, ob dieselbe mit *Grumilea mikrantha* Hiern. identisch ist.

Anatomisch scheinen diese Körper bisher nicht untersucht zu sein. Wenigstens habe ich in dieser Hinsicht bisher nur eine kurze Notiz von Solereder [1]) in der Literatur auffinden können, die sich auf eigenartige „innere Drüsen" von *Heterophyllaea pustulata* bezieht. Diese Drüsen zeigen danach mit unseren Bakterienknoten eine gewisse Uebereinstimmung. Leider habe ich aber diese Pflanze bisher nicht untersuchen können. Jedenfalls wäre es aber wohl von Interesse, dieselbe einmal auf das Vorkommen von Bakterien zu untersuchen, die von Solereder nicht erwähnt werden.

Von den vier obengenannten Arten habe ich *Pavetta lanceolata* zuerst eingehender untersucht und will deshalb auch mit dieser Art beginnen, um dann kurz die bei den anderen Arten beobachteten abweichenden Erscheinungen zu beschreiben.

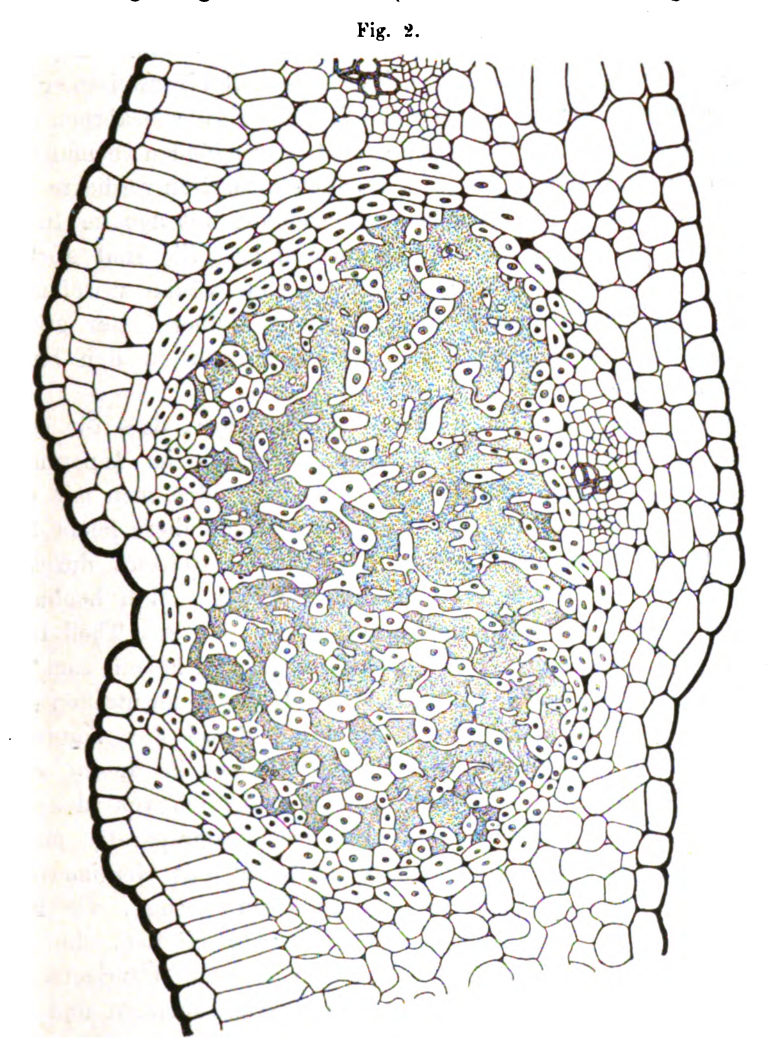
I. *Pavetta lanceolata.*

Bei den beiden im hiesigen botanischen Garten befindlichen Exemplaren von *Pavetta lanceolata* sind die Bakterienknoten bei allen ausgewachsenen Blättern mit dem blossen Auge leicht zu beobachten und machen ungefähr den Eindruck von grossen Oeldrüsen oder dergl. Sie ragen namentlich auf der Oberseite des Blattes

1) Systematische Anatomie der Dikotyledonen. Stuttgart 1899, p. 506.

vor und erscheinen im durchfallenden Lichte betrachtet als hellere Punkte, die von einem dunkleren Hofe umgeben sind. Ihr Durchmesser beträgt ungefähr $1/2$ mm (den dunklen Hof mitgerechnet).

Fig. 2.



Querschnitt durch einen Bakterienknoten von *Pavetta lanceolata*. 240 mal vergr.

Querschnitte durch ausgewachsene Blätter zeigen ferner, dass sich ungefähr über der Mitte der Knoten eine schwache Einsenkung der Epidermis befindet. Unter dieser liegt ein rundlicher Gewebekörper, der gewöhnlich in der Richtung des Blattes etwas abgeplattet ist. Dieser Gewebekörper besteht, wie Fig. 2 zeigt, aus

schwammartig miteinander verbundenen Zellen, die einen mit Haematoxylin leicht färbbaren Zellkern, grüne Chromatophoren und gewöhnlich grosse Stärkemengen enthalten. Die Wandungen dieser Zellen geben meist die gewöhnlichen Cellulosereactionen; stellenweise färben sie sich aber schon mit Jodjodkaliumlösung allein blau, was auf eine schleimartige Beschaffenheit hinzuweisen scheint.

Gegen das übrige Blattgewebe ist dieser Gewebekörper durch eine 2—3-schichtige Scheide abgegrenzt, deren Zellen ebenfalls sehr stärkereich sind und sehr schwach collenchymatisch verdickte Wandungen besitzen, die in chemischer Beziehung mit den im Inneren der Knoten gelegenen Zellen übereinstimmen. Sie sind aber dadurch ausgezeichnet, dass sie keine Intercellularräume zwischen sich lassen. An diese Scheide grenzen meist kleinere oder grössere Gefässbündel, aber ohne intimere Beziehungen zu den Knoten erkennen zu lassen.

Von besonderem Interesse ist es nun aber, dass die bereits erwähnten grossen Intercellularräume, die sich im Inneren der Knoten befinden, ausnahmslos vollkommen mit Bakterien angefüllt sind. Man kann diese leicht beobachten, wenn man von frischen Blättern durch die Knoten gehende Schnitte anfertigt. Man beobachtet dann zahlreiche Bakterien, die sich zum Theil in der Beobachtungsflüssigkeit ausgebreitet haben, zum Theil aber auch noch in den Knoten anzutreffen sind. Wenn man etwas von der Masse der Knoten in einem kleinen Wassertropfen vertheilt, gehen in diesen solche Mengen von den Bakterien über, dass man sich von denselben leicht in der gewöhnlichen Weise Deckglaspräparate machen kann. Auf diesen sind die Bakterien leicht mit Gentianaviolett zu färben und erscheinen bei starker Vergrösserung, wie Fig. 3 zeigt, als schwach in die Länge gestreckte Körper, die auch nicht selten zu zwei oder drei zusammenhängen. Uebrigens habe ich bisher keine Kulturen von diesen Bakterien gemacht und muss es auch unentschieden lassen, ob hier ausschliesslich eine Bakterienart vorliegt. Ich hoffe aber diese und andere mit unserem Gegenstande in Zusammenhang stehende bakteriologische Fragen später eingehender untersuchen zu können.

Fig. 3.

Bakterien aus den Blattknoten von *Pavetta lanceolata* 500 mal vergr.

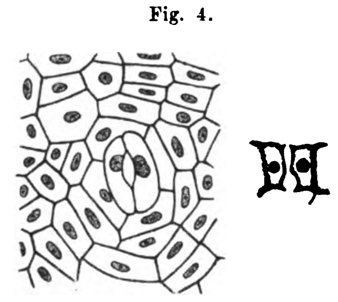
Dahingegen suchte ich schon jetzt festzustellen, an welchen Stellen diese Bakterien innerhalb des Blattes vorkommen und fand hierfür Mikrotomschnitte sehr geeignet, die von Alkoholmaterial

stammten und mit Hämatoxylin allein oder mit Haematoxylin und Eosin gefärbt waren. Da die Bakterien aber sehr dicht aufeinander liegen, müssen diese Schnitte möglichst dünn sein.

An derartigen Schnitten konnte ich nun mit Sicherheit feststellen, dass die Bakterien allein in den Intercellularen und zwar auch allein innerhalb der in den Knoten gelegenen vorkommen. Dass sie sich von hier aus nicht im ganzen Blatt ausbreiten, wird dadurch leicht begreiflich, dass die Knoten, wie bereits angegeben wurde, durch eine lückenlose Scheide gegen das umgebende Blattgewebe abgegrenzt sind.

Die Entwickelungsgeschichte der Knoten wurde hauptsächlich ebenfalls an Mikrotomschnitten untersucht und es konnte in dieser Hinsicht zunächst festgestellt werden, dass sich in sehr jungen Blättern an der Stelle, wo ein Bakterienknoten in Entstehung begriffen ist, an der Oberseite des Blattes eine vollkommen normal gebaute Spaltöffnung befindet (Fig. 4). Das Verhalten der Spaltöffnungen ist bei diesen Blättern darum einigermaassen bemerkenswerth, als in derartigen jungen Stadien auch an der Blattunterseite bereits vollkommen ausgebildete Spaltöffnungen von normaler Grösse gebildet sind, umgeben von relativ kleinen Zellen, die noch in lebhafter Theilung begriffen sind und alle Stadien der Spaltöffnungentwickelung erkennen lassen. An der Blattoberseite werden dagegen später keine Spaltöffnungen mehr gebildet, so dass man an ausgewachsenen Blättern, abgesehen von den Bakterienknoten, vergeblich danach suchen würde.

Fig. 4.



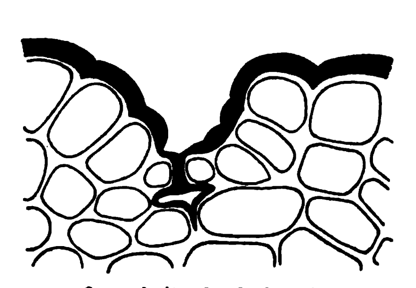
Spaltöffnung von der Oberseite eines jungen Blattes von *Pavetta lanceolata*. links Flächenschnitt, rechts Querschnitt. 400 mal vergr.

Die über den Bakterienknoten gelegenen Spaltöffnungen werden übrigens später immer mehr in das Innere des Blattes eingesenkt und es entsteht auf diese Weise die bereits erwähnte Einsenkung über der Mitte der Knoten. Ferner wölben sich die die Spaltöffnungen umgebenden Zellen allmählich immer mehr über diese herüber, so dass schliesslich über den Spaltöffnungen ein vollständiger Verschluss zu Stande kommen kann, was übrigens bei *Pavetta lanceolata* keineswegs immer geschieht. Dahingegen scheinen die Spaltöffnungen selbst relativ früh functionslos zu werden.

Namentlich wurde auch beobachtet, dass unterhalb derselben starke Cuticularisirung stattfindet, wie dies auch auf Fig. 5 zu sehen ist.

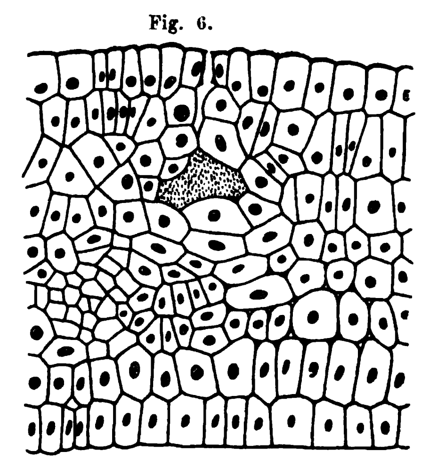
Bezüglich der Bakterien will ich noch erwähnen, dass diese bereits in sehr jungen Entwickelungsstadien der Knoten angetroffen

Fig. 5.



Querschnitt durch das über einem Bakterienknoten gelegene Gewebe von einem beinahe ausgewachsenen Blatt von *Pavetta lanceolata*. 500 mal vergr.

Fig. 6.



Querschnitt durch ein sehr junges Blatt von *Pavetta lanceolata* mit Anlage eines Bakterienknotens in der Mitte. 400 mal vergr.

wurden. So stellt Fig. 6 einen sehr jungen Knoten dar, in dessen Mitte sich ein grosser ganz mit Bakterien angefüllter Intercellularraum befindet.

II. *Pavetta angustifolia.*

Die Bakterienknoten von *Pavetta angustifolia* sind etwas grösser als die von *Pavetta lanceolata* und besitzen einen Durchmesser von ungefähr 1 mm. Sie fallen auf der Unterseite des Blattes sofort durch dunklere Färbung in die Augen, während auf der Blattoberseite die kraterförmige Einsenkung in der Mitte schon mit blossem Auge sichtbar ist. Im durchfallenden Lichte erscheinen sie sehr dunkelgrün, was einerseits dadurch bewirkt wird, dass sowohl die in den Knoten enthaltenen Zellen als auch die der Scheide relativ reich sind an Chloroplasten, andererseits dadurch, dass die in den Knoten enthaltenen Intercellularen ganz mit

Bakterienschleim erfüllt sind, was ungefähr denselben Effect haben dürfte, als wenn sie mit Wasser injicirt wären.

In anatomischer Beziehung stimmen die Knoten von *Pavetta angustifolia* mit denen der erstbeschriebenen Art im wesentlichen überein. Die in denselben enthaltenen Bakterien sind wohl etwas mehr in die Länge gestreckt als die von *Pavetta lanceolata*, so dass ich es zweifelhaft lassen muss, ob sie zu der gleichen Art wie die dort beobachteten gehören. Sie hängen häufig in Ketten zusammen.

III. *Pavetta indica.*

Bei *Pavetta indica* sind die Bakterienknoten meist in sehr grosser Zahl anzutreffen und ungefähr gleichmässig über die ganze Blattfläche vertheilt. Sie überragen diese auf beiden Seiten erheblich und fallen sowohl im auffallenden als auch im durchfallenden Licht durch intensiv dunkelgrüne Färbung sofort auf. Eine kraterförmige Einsenkung in der Mitte der Knoten ist auf der Blattoberseite meist überhaupt nicht nachweisbar oder nur sehr schwach. Der Durchmesser der Knoten beträgt 1—1,5 mm.

Fig. 7.

I

II III

Pavetta indica.
I. Epidermis über einem Bakterienknoten von einem jungen Blatt (400). II. Querschnitt durch den Bakterienknoten eines jungen Blattes (22). III. Bakterien aus einem Blattknoten (500).

Wie schon in der Einleitung erwähnt wurde, besitzen die Bakterienknoten bei panachirten Exemplaren von *Pavetta indica* auch in den rein weissen Theilen eine intensiv grüne Färbung. Auf Schnitten durch derartige Partien kann man sich leicht davon überzeugen, dass in denselben allein die in den Bakterienknoten enthaltenen Zellen und die Zellen der Scheide intensiv grün gefärbte Chloroplasten enthalten.

Die Untersuchung junger Blätter ergab, dass sich auch bei dieser Art über den Bakterienknoten stets eine Spaltöffnung befindet, die in der Flächen- und Profilansicht (Fig. 7, I) die normale Gestalt besitzt. Eigenartig ist aber, dass diese Spaltöffnungen durch Wucherung der umliegenden Zellen über das Niveau der übrigen Epidermiszellen gehoben werden. Es kann sich

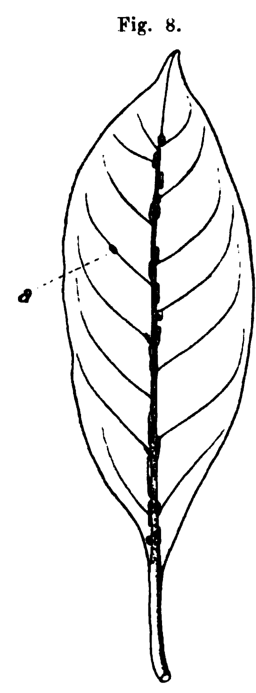
so über den Knoten, wie Fig. 7, II zeigt, eine ziemlich bedeutende Erhebung bilden, die zuweilen auch etwas gebogen ist. An älteren Blättern ist dieser Fortsatz häufig schwach gebräunt. Ausserdem scheint später unterhalb der Spaltöffnungen stets ein vollständiger Verschluss nach aussen bewirkt zu werden.

Die in den Knoten enthaltenen Bakterien (Fig. 7, III) sind meist deutlich stäbchenförmig, 3—4 μ lang, häufig etwas gebogen. Sie sind von den in den Knoten von *Pavetta lanceolata* beobachteten jedenfalls verschieden. Uebrigens ist es auch nicht ausgeschlossen, dass in den Knoten ausserdem auch noch andere Bakterien vorkommen; die stäbchenförmigen überwiegen dann aber jedenfalls bedeutend an Zahl.

IV. *Grumilea mikrantha.*

Im Gegensatz zu den beschriebenen *Pavetta*-Arten befinden sich bei *Grumilea mikrantha* die Bakterienknoten fast ausnahmslos dicht am Hauptnerven des Blattes (Fig. 8), nur ganz vereinzelt auch an Seitennerven erster Ordnung (Fig. 8 a). Sie sind in der Richtung der Nerven stark in die Länge gestreckt und können an ausgewachsenen Blättern eine Länge von bis 8 mm besitzen, bei einer Breite von ca. 1 mm. Auf der Oberseite des Blattes ragen sie stark vor und besitzen hier in der Mitte eine tiefe Einsenkung. Dieselbe ist auch auf dem in Fig. 9 dargestellten schematischen Querschnitt sofort zu sehen. Auf demselben sind die auf Querschnitten durch das Blatt durch ihre dunklere Färbung in die Augen fallenden Bakterienknoten durch Punktirung angedeutet. Die Untersuchung junger Blätter zeigt übrigens, dass die über den Bakterienknoten vorhandene Einsenkung schon sehr früh gebildet wird. In einigen Fällen konnte ich mich auch davon überzeugen, dass sich an der Basis dieser Einsenkung eine Spaltöffnung befindet; doch schliessen später die oberhalb

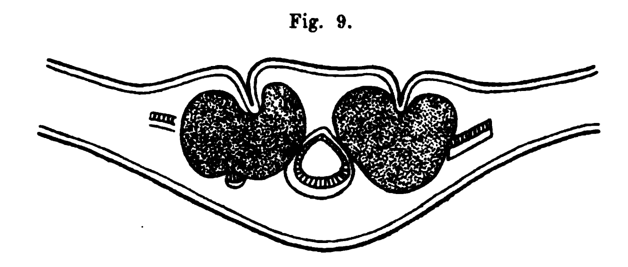
Fig. 8.



Blatt von *Grumilea mikrantha*. $^2/_3$ nat. Gr.

derselben gelegenen Zellen derartig zusammen, dass die Spaltöffnung ganz überwölbt wird.

Fig. 9.



Schematischer Querschnitt durch den Hauptnerv von *Grumilea micrantha*. Schwach vergr.

Die auch bei dieser Art stets in Intercellularen vorkommenden Bakterien scheinen mit denen von *Pavetta indica* identisch zu sein.

Zusammenfassung der Resultate.

Nach dem Obigen kann als feststehend betrachtet werden, dass die obengenannten vier Rubiaceenarten in den Blättern Verdickungen besitzen, die in ihrem Inneren in grossen Intercellularen constant Bakterien enthalten. Oberhalb dieser Verdickungen befindet sich ferner bei jungen Blättern constant eine Spaltöffnung, die aber später gewöhnlich durch Ueberwucherung von den benachbarten Zellen aus abgeschlossen wird. Das Vorkommen dieser Spaltöffnungen an der Oberseite des Blattes ist darum um so auffallender, als dieselben bei den betreffenden Arten sonst nur an der Unterseite des Blattes anzutreffen sind. Da nun ferner bereits in den jüngsten Entwickelungsstadien der Knoten Bakterien beobachtet wurden, so liegt jedenfalls der Gedanke nahe, dass die Bakterien durch diese Spaltöffnungen in die Bakterienknoten gelangt sind. Da die Bakterien ferner bereits in Blättern zu finden waren, die sich noch mit der Oberseite paarweise berührten, so ergiebt sich der fernere Schluss, dass die Bakterien sich ursprünglich zwischen den beiden Blattflächen eines Blattpaares angesammelt haben, um von hier aus in das Innere des Blattes einzudringen.

Das constante Vorkommen von Bakterien in den Blattknoten kann auf diese Weise wohl jedenfalls nicht wunderbarer erscheinen

als das von Treub[1]) und Koorders[2]) constatirte Vorkommen von Bakterien in den Wasserkelchen von *Spathodea* und anderen Pflanzen.

Eine andere Frage ist es nun aber, ob die Bakterienknoten den Bakterien auch ihre Entstehung zu verdanken haben oder ob sie darin mehr als zufällige Gäste zu betrachten sind. Mit Sicherheit ist diese Frage wohl nur auf experimentellem Wege zu entscheiden. Schon jetzt möchte ich aber in dieser Hinsicht hervorheben, dass ich während meiner Untersuchungen nicht eine Beobachtung gemacht habe, die es auch nur wahrscheinlich erscheinen liesse, dass die Knoten anderen Organismen ihre Entstehung zu danken hätten. Auch von Verwundungen durch Wanzen oder dergl. war nichts daran zu sehen.

Auf der anderen Seite wäre es nun allerdings auch wohl möglich, dass wir es bei den beschriebenen Knoten mit normalen Organen der betreffenden Blätter, die unabhängig von äusseren Umständen entständen, zu thun hätten. Für diese Annahme könnte man wohl die schon an den jungen Blättern beobachteten eigenartigen Differenzirungen, namentlich die Spaltöffnungen und kraterartigen Einsenkungen, anführen. Auf der anderen Seite scheinen aber ähnliche Organe — abgesehen von den bereits in der Einleitung erwähnten „inneren Drüsen" von *Heterophyllaea pustulata*, deren Entstehung und Function noch nicht untersucht zu sein scheint — bisher noch nicht in den Blättern beobachtet zu sein. Wenn man ferner bedenkt, dass die Bakterien bereits in sehr jungen Knoten nachgewiesen werden konnten, so wird man es wohl nicht für ganz unwahrscheinlich halten können, dass die Bakterien bei der Entstehung der Knoten eine Rolle spielen. Ob wir es nun aber in diesem Falle vielleicht gar mit einem Falle von Symbiose zu thun haben und welche Bedeutung eventuell die Bakterien für die bewohnten Pflanzen besitzen, dürfte ohne experimentelle Untersuchungen nicht mit Sicherheit festzustellen sein und ich will deshalb auch vorläufig auf diese Fragen nicht näher eingehen.

Erwähnen will ich in dieser Hinsicht nur noch, dass man aus der bereits besprochenen dunkelgrünen Färbung der Bakterienknoten in den weissen Theilen panachirter Blätter vielleicht auf eine Bedeutung der Bakterienknoten für den Assimilationsprocess schliessen

1) Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg. Vol. 8, p. 45.

3) Ibid. Vol. 14, p. 451.

könnte. Uebrigens ist es doch wohl auch möglich, dass dieselben zu diesem Process in sehr entfernter Beziehung stehen. Sehr localisirte Bildung oder Erhaltung der Chloroplasten findet man ja auch sonst ziemlich häufig. Als ein vielleicht nicht ganz uninteressantes Gegenstück zu den grünen Bakterienknoten will ich noch erwähnen, dass ich in Ostjava bei panachirten Kaffeepflanzen, die durch Pfropfung vermehrt waren, bei zahlreichen Blättern beobachten konnte, dass in rein weissen oder hellgelben Theilen allein die die sogenannten Acarodomatien umgebenden Zellen intensiv grün gefärbt waren.

Untersuchungen über Asymmetrie von Laubblättern höherer Pflanzen nebst Bemerkungen zur Anisophyllie.

Von

M. Nordhausen.

Mit 9 Textfiguren.

Einleitung.

Der Mangel jeglicher Symmetrie bei blattartigen Organen ist für gewisse Pflanzenarten ein ganz charakteristisches Merkmal und in seiner Ausnahmestellung so auffallend, dass man frühzeitig hierauf aufmerksam wurde. Die richtige Erkenntniss, dass wir in diesen Pflanzen Objecte besitzen möchten, welche uns tiefere Einblicke in die Gestaltungsverhältnisse pflanzlicher Organe in ihrer Abhängigkeit von gewissen, bestimmenden Factoren gestatten, leitete die Forschung bald von einer rein morphologischen Betrachtungsweise zu einer experimentellen Behandlung der Frage über. Neben den Arbeiten der ersten Art von Wydler kommen in letzterem Sinne die Untersuchungen Hofmeister's, vor allem aber diejenigen Wiesner's in Betracht. Neuerdings finden sich weitere Beobachtungen in der Organographie von Goebel zusammengestellt.

Der Zweck der folgenden Zeilen ist, einige Beiträge zur Beantwortung der Frage nach den Ursachen bezw. Bedingungen, unter welchen Abweichungen von Blatt-Symmetrie zu Stande kommen, zu liefern. Da das bearbeitete Material ziemlich verschiedenartig ist, so habe ich eine Gruppirung in zwei Abschnitte vorgenommen, von denen der erstere sich mit den typischen Beispielen der Buche, Ulme etc. beschäftigen wird, während in dem zweiten Fälle anderer Art, welche bisher noch weniger Beachtung gefunden haben, betrachtet werden sollen.

A. Einige Fälle von habitueller[1]) Blattasymmetrie.

Die Asymmetrie der typisch schiefgeformten Blätter der Buche, Ulme etc. wird dadurch charakterisirt, dass bei häufig nicht unerheblichen Grössendifferenzen namentlich Unterschiede in der Breite und Länge der Blatthälften hervortreten. Der letztere Umstand bedingt, dass in vielen Fällen die Hälften verschieden weit am Blattstiele herablaufen.

Die Anordnung der Asymmetrie zur Sprossachse ist bei den einzelnen Pflanzen genau fixirt. Bekanntlich sind die fast stets plagiotropen Sprosse der genannten Bäume zweizeilig beblättert. Die Insertion der Blattstiele steht aber mehr oder minder schief zur Sprossachse, und zwar hat sie eine Drehung im Sinne der (unter normalen Verhältnissen) zur Erreichung der fixen Lichtlage nöthigen Torsion des Blattstieles erfahren. Im allgemeinen ist demnach eine dem Sprossgipfel und eine der Sprossbasis zugekehrte (vordere bezw. hintere) Blatthälfte zu unterscheiden. Bei der Buche, Linde etc. ist die hintere, bei der Ulme etc. die vordere Blatthälfte stets die grössere. Auch können wir sagen, dass vom Stamm aus betrachtet die grössere Blatthälfte in dem einen Falle nach aussen, im anderen nach innen gerichtet ist.

Der Grad der Asymmetrie typisch schief geformter Blätter ist abgesehen von Schwankungen, die von der Individualität des einzelnen Baumes abhängen, an derselben Pflanze nicht constant. Wie Döll (537) und Spencer[2]) zuerst nachwiesen, sind z. B. die Keimlinge der Linde und Buche radiär gebaut und tragen völlig symmetrische Blätter. Wiesner (I, IV) zeigte sodann, dass bei der Buche und z. Th. auch bei der Ulme das letzte Blatt eines jeden Sprosses abweichend von den anderen fast ganz symmetrisch ist[3]). Nach demselben Autor können aber auch die Blätter ganzer Zweige untereinander abweichen, ein Punkt, der uns noch genauer zu beschäftigen haben wird. Im übrigen ist zu beachten, dass, wie Hofmeister (l. c., § 23) nachgewiesen hat, die Asymmetrie bereits in der Knospe an den jungen Blattanlagen zu beobachten ist.

Was die Erklärungsversuche für das Zustandekommen der Asymmetrie anbetrifft, so sind die des zuletzt erwähnten Autors,

---

1) Vergl. p. 50.

2) § 230, 231, p. 143—145.

3) Die Axillarknospe dieses Blattes übernimmt, entsprechend dem sympodialen Aufbau, die Fortsetzung der Sprossachse.

wonach die Lage des jungen Blattes innerhalb der noch geschlossenen Knospe zum Erdradius das bestimmende Moment abgeben soll, nicht weiter zu berücksichtigen, da sie bereits von Sachs (I, 183 ff.) als unzutreffend nachgewiesen wurden. Die Erklärung Wiesner's basirt auf einer Erscheinung, welche sich an den Blättern der genannten Pflanzen häufig bemerkbar macht. Für gewöhnlich sind nämlich die Blätter eines Sprosses in der fixen Lichtlage so angeordnet, dass sie in einer durch die Sprossachse verlaufenden Ebene liegen. Ist nun der Zweig zum Horizont geneigt, so befinden sich fast sämmtliche Blätter in der klinotropen Lage, d. h. ihre senkrecht zur Blattfläche durch den Mittelnerv gelegte Medianebene steht schief zum Horizont (Wiesner III, 28 u. a. O.)[1]). An solchen Blättern ist eine abwärts und eine aufwärts gerichtete Hälfte zu unterscheiden, und Wiesner sucht den Nachweis zu führen, dass an den genannten Objecten eine absolute oder relative Förderung der abwärts gerichteten Blatthälfte je nach dem Grade der Klinotropie eintreten soll. Hierbei bestimmend wurde ursprünglich der Einfluss der Schwerkraft allein (Wiesner I), neuerdings, wie es scheint, auch die Mitwirkung anderer im Sinne der Vertikalen thätigen Kräfte, wie Beleuchtung, Verdunstung etc. angenommen.

Dies zur vorläufigen Orientirung!

1. Die Symmetrieverhältnisse der Blätter an üppigen Sprossen der Ulme.

Durch Untersuchungen verwandter Natur, welche im zweiten Abschnitte der Arbeit genauer behandelt werden, wurde ich auf die Asymmetrieverhältnisse der Buchen- und Ulmenblätter hingeführt und zu einer Nachprüfung der Wiesner'schen Angaben veranlasst. Zu meiner Ueberraschung ergaben jedoch angestellte Beobachtungen Resultate, welche die Wiesner'schen Schlussfolgerungen in ganz anderem Lichte erscheinen lassen. Ich werde zunächst kurz meine eigenen Ergebnisse, die im wesentlichen sich auf zwei Punkte stützen, mittheilen, um sodann die Wiesner'sche Beweisführung kritisch zu beleuchten. Wie bei Wiesner handelt es sich im Folgenden darum, die Bedingungen, unter denen die bereits früher erwähnten und thatsächlich auch leicht zu beob-

1) Der klinotropen Lage steht die hemiorthotrope gegenüber. Sie besteht, wenn die Medianebene im Erdradius bezw. senkrecht zum Horizont steht.



achtenden Variationen in der Blattasymmetrie auftreten, näher zu untersuchen.

Wie schon Spencer (144) gezeigt hat, weisen die Wurzelschösslinge der Linde ähnlich wie ihre Keimpflanzen bei orthotropem Wuchse radiären Bau und symmetrische Blätter auf. Dasselbe ist nach Kny (II) und Weisse (II, 362) bei den aufrechten Wasserschossen[1]) von *Corylus* der Fall, während nach dem letztgenannten Autor bei *Ulmus*, mit der wir uns zunächst ausschliesslich beschäftigen wollen, unter denselben Umständen die Zweizeiligkeit der Belaubung stets gewahrt bleibt.

Bemerkenswerth ist nun, dass nach meinen Beobachtungen trotz dieser Zweizeiligkeit die Blätter derartiger Sprosse eine Asymmetrie aufweisen, welche ganz erheblich hinter derjenigen der übrigen Blätter zurücksteht und sogar fast völliger Symmetrie gleichkommen kann. Aber nicht nur solche aufrechten Wasserreiser, sondern überhaupt alle besonders üppig wachsenden Schösslinge haben diese Eigenschaft mit jenen gemeinsam. Derartige Sprosse kann man namentlich bei *Ulmus campestris* als Wurzelschösslinge am Grunde des Stammes und als Adventivsprosse in den verschiedensten Regionen des Hauptstammes beobachten. Hierher gehören auch die für genannte Pflanze ziemlich charakteristischen Wurzelausläufer, welche namentlich ältere Stämme in grosser Zahl umgeben. Wichtig ist aber ferner, dass die Neigung des Sprosses zum Horizont keinen bemerkbaren Einfluss ausübt, in dem sowohl schräg oder vertikal aufrechte, als auch schräg abwärts gerichtete Zweige der genannten Art in gleicher Weise fast symmetrische Blätter aufweisen[2]). Besonders deutlich kann man dies an solchen Wurzelausläufern beobachten, welche mit mehrfach verzweigten und demnach verschieden geneigten Sprossen besetzt sind.

Die erwähnten Blätter unterscheiden sich übrigens noch in anderer Hinsicht, wie dies allgemein bekannt ist, von den übrigen, so z. B. durch grössere Zähne, unregelmässigen Verlauf der an Zahl geringeren Blattnerven, mehr oder minder rauhe bezw. gekrauste Blattfläche etc. Möglicherweise sind diese Phänomene theilweise als Rückschlagserscheinungen zu deuten (ähnlich wie z. B. bei *Eucalyptus* etc.), soviel dürfte aber wohl feststehen, dass ver-

---

1) Dies gilt auch für solche aufrecht wachsenden Triebe, welche durch Zurückschneiden aller übrigen Aeste zu üppigem Wachsthum veranlasst werden.

2) Auch die Beleuchtungsverhältnisse, denen wir noch später eine Rolle zuzuschreiben haben werden, rufen im allgemeinen keine wesentlichen Veränderungen hervor.

änderte Ernährungsverhältnisse in directer oder indirecter Weise bei dem Zustandekommen dieser Erscheinung betheiligt sind[1]).

In dieser Hinsicht stellte ich einen Versuch an einem Baume von *Ulmus campestris* in diesem Frühjahr vor Entfaltung der Knospen an. An einigen wagerecht verlaufenden Zweigen, welche nach weiter unten zu besprechenden Erfahrungen stark asymmetrische Blätter hervorbringen mussten, wurden sämmtliche Knospen bis auf die des Sprossendes noch vor dem Aufbrechen entfernt. Als ich die Zweige nach einiger Zeit im Juni wieder untersuchte, zeigte sich, dass die neuen Triebe in derselben Richtung weiter gewachsen waren, aber eine erheblich grössere Länge erreicht hatten als die Controllzweige der nächsten Umgebung; dabei hatten sie noch keineswegs ihr Längenwachsthum eingestellt, während bei jenen schon das Sprossende abgestossen worden war[2]). Entsprechend war die Zahl der Blätter ungefähr doppelt so gross (12) als die der gewöhnlichen Zweige (6). Die Blätter waren bedeutend grösser als sonst und, was uns besonders interessirt, zeigten sie in Bezug auf Asymmetrie unter sich ganz bedeutende Unterschiede. Während nämlich die ersten 5—6 Blätter eines jeden Sprosses eine den Controllblättern gleiche, sehr auffallende Asymmetrie aufwiesen (vergl. Fig. 1 *a*), waren alle übrigen nur ganz wenig schief, ja fast gänzlich symmetrisch.

Aus dem Versuch geht hervor, dass es gelingt, durch Zuleitung eines intensiven Saftstromes die Blattasymmetrie eines Sprosses in ganz erheblichem Maasse zu modificiren. Aber noch einen weiteren Schluss können wir aus ihm ziehen. Berücksichtigen wir nämlich, dass die ersten 5—6 stark asymmetrischen Blätter der Zahl der

1) An dieser Stelle mag einer gelegentlichen Beobachtung gedacht werden, welche ich in den letzten beiden Jahren an einer grösseren Zahl üppiger Schosse eines in dichtem Bestande wachsenden Ulmenbaumes machen konnte. An den weit über 20 im Laufe des Sommers gebildeten Blättern eines jeden Sprosses zeigte sich die merkwürdige Erscheinung, dass, während bei den ältesten von ihnen in normaler Weise die vordere Hälfte die, wenn auch wenig, grössere war, sich dieses Verhältniss nach der Sprossspitze zu allmählich umkehrte. Einige der jüngeren Blätter zeigten das auffallende Gewichtsverhältniss der vorderen zur hinteren Blatthälfte 1 : 1,27. Letzteres war durch die verschiedene Breite der Blatthälften bedingt, während die Blattbasis selbst sich jedoch symmetrisch verhielt. Ob neben den bekannten Verhältnissen noch die Beleuchtung (vergl. später) eine Rolle gespielt hat, mag dahingestellt bleiben. Unregelmässigkeiten obiger Natur kann man bisweilen an dem ersten Blatt sonst normaler Ulmensprosse bemerken, die sich aber auch sonst von den übrigen Blättern auffallend unterscheiden.

2) Das Abwerfen des Sprossendes kann demnach bis zu einem gewissen Grade experimentell hintangehalten werden.

unter normalen Verhältnissen gebildeten Blätter entsprechen und dass sich in jeder noch geschlossenen Knospe im Frühjahr dieselbe Zahl bereits ziemlich entwickelter Blättchen nachweisen lässt, so ergiebt sich, dass eine gewisse asymmetrische Blattform bereits den jungen Anlagen inducirt ist, die sich nicht ohne weiteres durch experimentelle Eingriffe verändern lässt.

2. Der Einfluss der Beleuchtung auf die Blattasymmetrie bei der Buche, Ulme etc.

Die soeben besprochenen Verhältnisse spielen indessen für die Erklärung der Asymmetrieunterschiede der Blätter ein und des-

Fig. 1.





Zwei Blätter von *Ulmus campestris*, verschiedene Grade von Asymmetrie zeigend. Beide stammen von derselben Pflanze und Sprossen von gleicher Neigung zum Horizont (ca. 45° abwärts). *a.* war hell belichtet, *b.* beschattet. $^{2}/_{3}$ nat. Gr.

selben Baumes eine nicht so bedeutungsvolle Rolle wie noch ein weiterer Factor, nämlich die Beleuchtung.

Auf Grund von zahlreichen Beobachtungen ergab sich mir die Thatsache, dass solche Blätter, welche von stark beschatteten Zweigen stammen, in ihrer Asymmetrie ganz wesentlich von denen

der stark beleuchteten abweichen und zwar zeigt sich die Schiefblättrigkeit um so weniger ausgebildet, je geringer die sie treffende Lichtmenge ist. Derartige Unterschiede sind schon dem blossen Auge ausserordentlich auffallend, wie Fig. 1 *a*, *b* [1]) erkennen lässt. Um aber den Grad der Asymmetrie auch rechnerisch genau bestimmen zu können, habe ich, dem Beispiele Wiesner's folgend, eine grössere Zahl von Wägungen der Hälften eines Blattes vorgenommen und einige beliebig herausgegriffene Beispiele in der untenstehenden Tabelle zusammengestellt [2]). In dieser wird die Asymmetrie durch das Gewichtsverhältniss der beiden Blatthälften ausgedrückt und zwar wurde der Durchschnitt von mehreren (3 bis 6) Blättern desselben Sprosses genommen [3]). In der zweiten Spalte ist der Grad der Beleuchtung mit hell bezw. dunkel bezeichnet worden. Da es sich meist um grössere Differenzen handelte, so ist diese nicht sehr genaue Bezeichnungsweise für unsere Verhältnisse vollkommen ausreichend. In der dritten Spalte endlich habe ich die Richtung des Sprosses bezw. seinen Neigungswinkel zur Horizontalebene angegeben, da wir hierauf noch späterhin Rücksicht zu nehmen haben werden. Es braucht kaum hervorgehoben zu werden, dass üppige Wasserschosse u. s. w. unseren früheren Erfahrungen entsprechend, nicht berücksichtigt wurden. Die mit römischen Ziffern versehenen Spalten enthalten Messungen, die an je einem Baume gemacht wurden.

Die Tabelle bezieht sich auf *Ulmus campestris*.

		Gewichtsverhältniss der beiden Blatthälften	Beleuchtungsverhältnisse	Richtung der Sprossachse
I	a.	1 : 1,28	hell	ca. vertical aufrecht
	b.	1 : 1,25	dunkel	ca. 60° abwärts
II	a.	1 : 1,33	hell	ca. 15° aufwärts
	b.	1 : 1,01	dunkel	ca. 45° abwärts
III	a.	1 : 1,28	dunkel	ca. 15° abwärts
	b.	1 : 1,28	dunkel	„ „ „
	c.	1 : 1,47	hell	„ „ „
IV	a.	1 : 1,61	hell	ca. 45° abwärts
	b.	1 : 1,13	dunkel	„ „ „
	c.	1 : 1,63	hell	wagerecht

1) Diese wie überhaupt sämmtliche Figuren sind nach Naturpausen oder Photographien gezeichnet.

2) Das letzte sowie das erste Blatt eines Sprosses, die, wie bereits erwähnt, meist in ihrer Form etwas abweichen, blieben unberücksichtigt.

3) Zu diesem Zwecke wurden die Blattrippen sorgfältig herausgeschnitten.

Die früher behaupteten Beziehungen des Grades der Blattasymmetrie zur Beleuchtung finden in diesen Zahlenangaben volle Bestätigung[1]. Aus der Tabelle geht ferner hervor, dass ein Einfluss der Lage zum Horizont nicht zu bemerken ist.

Den Beleuchtungsverhältnissen entsprechend sind die fast symmetrischen Blätter[2] meist auf bestimmte Stellen des Baumes vertheilt, so z. B. im Innern der Krone[3], bei dichtem Bestande an den unteren Zweigen resp. in der Nähe des Stammes; dort, wo Mauern oder Gebäude die Beleuchtung beeinträchtigen, an den diesen zugekehrten Seiten u. s. w., während die stark asymmetrischen Blätter an der freien Peripherie der Krone zu finden sind. Solche Unterschiede können räumlich dicht nebeneinander auftreten. Kleinere, als Unterholz wachsende Ulmenbäumchen habe ich durchweg mit geringer Blattasymmetrie angetroffen.

Die Erfahrungen, die wir über die Abhängigkeit der Asymmetrie von der Beleuchtungsintensität bei *Ulmus campestris* gemacht haben, legte es nahe, auch bei anderen Bäumen nach ähnlichen Erscheinungen zu suchen. Thatsächlich gelang es mir nicht nur bei *Ulmus effusa* und anderen nicht näher bestimmten Ulmenarten, sondern auch bei einer anderen Ulmacee *Celtis australis* dieselben Verhältnisse aufzudecken. Bei letzterer Pflanze ist übrigens die Blattasymmetrie ebenso wie bei *Ulmus* orientirt.

Bei der Linde habe ich selbst durch Wägung keine wesentlichen und gesetzmässigen Unterschiede feststellen können, wohl dagegen bei der Buche.

Der Einfluss des Lichtes auf die Asymmetrie der Buchenblätter ist insofern besonders interessant, als hier die Wirkung genau umgekehrt ist wie bei der Rüster, wie dies auch für die Orientirung der Asymmetrie gilt. Allerdings ist die Abänderung meist nur gering und nach dem Augenmaass nicht gut zu taxiren, weshalb ich auch hier einige Messungen beifüge.

---

1) Die Unterschiede der Asymmetrie sind bei den verschiedenen Beispielen der obigen Tabelle ziemlich ungleich. Dies erklärt sich dadurch, dass überhaupt die Schiefblättrigkeit bei den einzelnen Exemplaren derselben Species sehr verschieden sein kann, bei manchen sogar im Maximum nur wenig von vollständiger Symmetrie abweicht.

2) Es braucht wohl kaum hervorgehoben zu werden, dass derartige Blätter im übrigen die für Schattenblätter charakteristischen Merkmale in der Farbe, Grösse, Dicke, anatomischen Bau etc. aufweisen (vergl. Stahl, II).

3) Nach Wiesner (VII, 85) beträgt die Lichtstärke im Innern der Krone für die Ulme kurz nach Entfaltung der Knospen nur noch die Hälfte von derjenigen an der Peripherie.

		Gewichtsverhältniss der beiden Blatthälften	Beleuchtungs-verhältnisse	Richtung der Sprossachse
I	a.	1,156 : 1	hell	wagerecht
	b.	1,294 : 1	dunkel	„
II	a.	1,1 : 1	hell	ca. 15° aufwärts
	b.	1,29 : 1	dunkel	„ „ „
III	a.	1,18 : 1	hell	wagerecht
	b.	1,38 : 1	dunkel	„

Obige Zahlenverhältnisse beziehen sich auf die Blutbuche[1]), bei der ausser den bekannten Unterschieden in der Grösse und Dicke der Licht- und Schattenblätter noch die der Färbung besonders hervortreten[2]). Die gewöhnliche Rothbuche verhält sich ebenso.

Bei der Hainbuche ist die Asymmetrie geringer ausgebildet. Messungen habe ich an dieser Pflanze nicht vorgenommen.

Ziehen wir die genauer untersuchten Pflanzen (Ulme und Buche) in Bezug auf die Abänderung der Blattasymmetrie gegenüber dem Licht in Vergleich, so finden wir die auffallende Thatsache, dass in beiden Fällen dieselbe Blatthälfte im selben Sinne reagirt. Bei schwacher Beleuchtung erscheint stets die der Sprossbasis zugekehrte hintere Blatthälfte gefördert (bezw. die vordere Blatthälfte benachtheiligt), sodass einerseits Zunahme (Buche), andererseits Abnahme (Ulme) der ursprünglichen Asymmetrie erfolgen muss.

Ueber die Rolle, welche die Beleuchtung bei diesen Vorgängen spielt, näheres zu erfahren, war natürlich von grossem Interesse und aus diesem Grunde habe ich einige Versuche im letzten Frühjahr vorgenommen, deren Ergebnisse zunächst allerdings überraschten. Es zeigte sich nämlich, dass die Blattasymmetrie nicht ohne weiteres durch die während der Blattentfaltung herrschenden Lichtverhältnisse in beliebigem Maasse verändert werden kann.

---

1) Leider hatte ich extreme Fälle in der Neigung der Sprosse zum Horizont nicht zur Verfügung, um die geringe Bedeutung dieses Factors noch deutlicher hervortreten zu lassen.

2) Ziemlich häufig kann man bei der Buche beobachten, dass sich die einzelnen Blätter gegenseitig theilweise überdecken, was bei obengenannter Varietät durch partielles Unterdrücken des Farbstoffes, namentlich kurz nach der völligen Entfaltung des Laubes besonders deutlich wird. Ein merklicher Einfluss auf die Asymmetrie ergab sich nicht. Erwähnt sei übrigens, dass auch bei der Blattasymmetrie der Buche individuelle Schwankungen eine Rolle spielen, sodass auch gelegentlich die Differenz zwischen Licht- und Schattenblättern nur undeutlich erscheinen kann.

Besonderes Gewicht möchte ich auf je einen Versuch mit *Ulmus campestris* und *U. effusa* legen. Im Frühjahr, vor Aufbrechen der Knospen, wurde je ein etwas grösserer Zweig, welcher nur ca. 2 bis 2 1/2 m vom Erdboden entfernt, seiner Lage und Beleuchtung nach erheblich schiefe Blätter hervorbringen musste, künstlich beschattet. Dies geschah mittelst eines aus Drahtgitter und darüber gespannten lockerem Sacktuch hergestellten Zeltdaches, welches einen flachen Kegel von ca. 1 1/4 bis 1 1/2 m Durchmesser darstellend auf entsprechend hohen Pfählen ruhte. Der Zweig[1]) selbst führte durch eine späterhin sorgfältig verstopfte Oeffnung in der Mitte des Schirmes hindurch. Da das Tuch nur wenig Licht durchliess, so waren die im Durchschnitt sich gut entwickelnden Blätter nur auf das gedämpfte Seitenlicht angewiesen. Dementsprechend waren sie auch z. B. erheblich dünner geworden als die Controllblätter der nächsten Umgebung. Bemerkenswerther Weise war jedoch die Blattasymmetrie nur in geringerem Maasse jenen gegenüber modificirt worden. Bei den einen *(U. effusa)* waren die Zahlenverhältnisse 1 : 1,50 und 1 : 1,52, bei den anderen 1 : 1,25 und 1 : 1,38, wovon die ersteren jedesmal den beschatteten Blättern entsprechen.

Zahlreiche Versuche mit abgeschnittenen Ulmenzweigen blieben durch frühes Zugrundegehen der Versuchsobjecte erfolglos. Günstigere Resultate erzielte ich mit ebensolchen Buchenzweigen, die hier gleich mit besprochen sein mögen[2]). Hier gelang es mir in einigen Fällen durch verschiedene Beleuchtung von Zweigen derselben Pflanze, welche in der Natur gleich guter Belichtung ausgesetzt waren, Unterschiede in der Asymmetrie hervorzurufen, welche schon ziemlich den im Freien herrschenden Verhältnissen am selben Baume nahe kamen, also in umgekehrtem Sinne wie bei der Ulme.

In anderer Hinsicht beachtenswerth war eine Versuchsserie mit abgeschnittenen Blutbuchenzweigen, welche für die Blattasymmetriefrage allerdings nicht in Betracht kam, da, wie sich später herausstellte, an demselben Baume auch im Freien Differenzen in der Schiefblättrigkeit überhaupt nur ganz minimal auftraten[3]). Hellbeleuchtete Zweige von der Peripherie der Baumkrone sowie solche aus dem be-

---

1) Die Zweige waren beide mit einigen Nebenästen versehen.

2) Da es sich hier um relative Verhältnisse handelt, glaube ich einen ungünstigen Einfluss der immerhin anormalen Wachsthumsbedingungen nicht befürchten zu müssen.

3) Vergl. Anmerkung 2, p. 20.

schatteten Innern derselben wurden künstlich verschiedener Beleuchtung ausgesetzt, während auch hier die Knospen noch geschlossen waren. An den entfalteten Blättern, welche übrigens im Durchschnitt etwas hinter den normalen an Grösse zurückblieben, zeigte sich nun, dass die Zweige der letzten Art (ursprüngliche Schattenzweige), ganz abgesehen von der ihnen im Experiment gebotenen Lichtmenge, Blätter entwickelten, welche stets erheblich grösser waren als die der anderen, ob letztere nun gut oder schlecht beleuchtet waren. Nach einigen Messungen schienen sie auch etwas dünner zu sein als jene. Berücksichtigen wir nun, dass speciell bei der Buche bekanntlich die Schattenblätter bedeutend grösser sind als die Lichtblätter (und dies trat bei jenem Baume ganz auffallend hervor), so deutet das Versuchsergebniss darauf hin, dass nicht allein die Beleuchtungsverhältnisse, unter welchen die Blattentwickelung vor sich geht, für die Ausbildung von Licht- und Schattenblattmerkmalen maassgebend sind, sondern dass auch noch andere Momente, gewissermassen Nachwirkungserscheinungen früherer Vegetationsperioden, hierbei betheiligt zu sein scheinen[1]).

Auf diese Buchenversuche würde vielleicht nicht so viel Gewicht zu legen sein, wenn sie nicht ein Seitenstück zu den früher besprochenen Ulmenversuchen abgäben. In allen Fällen sehen wir nämlich, dass den Blattanlagen innerhalb der Knospe bereits eine gewisse Form inducirt ist und dass diese nur bis zu einem gewissen Grade durch Einwirkung während der Blattentfaltung modificirt werden kann. Dies ist auch wohl verständlich, wenn wir die beiden Blattformen der Fig. 1 miteinander vergleichen. Eine Umwandlung aus dem Typus *a* in *b*, selbst noch in ganz jungen Stadien, würde erst mit Hilfe eines immerhin schwer vorstellbaren Wachsthumsprocesses möglich sein.

Dass die genannte Induction von den Lichtverhältnissen abhängen muss, lehren unsere früheren Beobachtungen. Es muss aber dahingestellt bleiben, in wie weit das Licht direct oder indirect die in der Ausbildung begriffenen Vegetationspunkte beeinflusst. Möglicher Weise, und so scheint es mir namentlich bei den Buchenversuchen der Fall zu sein, spielen Ernährungsverhältnisse eine Rolle. Offenbar ist ja an den Schattenzweigen die Assimilationsthätigkeit eine geringere als an den Lichtzweigen, ein Unterschied,

1) Ich hoffe auf diesen Punkt bei anderer Gelegenheit noch einmal zurückkommen zu können.

der sich auch in den für die erste Ausbildung der Knospen aufgespeicherten Reservestoffmengen bemerkbar macht. Hierauf deutet auch sonst der ganze Habitus solcher Schattenzweige hin, wie z. B. geringe Dickenzunahme, Kürze der Internodien, geringere Zahl der in der Knospe angelegten Blätter etc.

Andererseits zeigen aber die obenstehenden Versuche auch, dass geringere Differenzen der Blattasymmetrie durch das Licht direct während der Individualentwickelung des Blattes bewirkt werden können. In wie weit übrigens gleichzeitig mit dem Licht noch andere Factoren, z. B. Transpirationsverhältnisse in Frage kommen, muss dahingestellt bleiben.

3. Welche Rolle spielt die Orientirung zur Schwerkraftrichtung für die Asymmetrie der Blätter der Buche, Ulme etc.?

In der die Variabilität der Blattasymmetrie von *Ulmus campestris* auf p. 18 wiedergebenden Tabelle ist neben der Beleuchtung auch die Orientirung des Sprosses zum Horizont berücksichtigt worden und es hatte sich ein Einfluss dieses Factors auf die Ausbildung der Schiefblättrigkeit nicht nachweisen lassen. Dieses Resultat steht nun mit den Ergebnissen der Wiesner'schen Untersuchungen in offenbarem Gegensatz und es soll jetzt meine Aufgabe sein, die Argumente dieses Autors zu beleuchten.

Wenn Wiesner (I und IV, 672) argumentirt: „An einem und demselben Baume der Ulme *(Ulmus campestris)* war das Verhältniss der kleineren (gewöhnlich unteren) Blatthälfte zu den grösseren:

bei horizontaler Lage des Sprosses . . wie 1 : 1,27
„ vertikaler aufrechter Lage . . . . „ 1 : 1,22
„ „ abwärts gekehrter Lage . . „ 1 : 1,53

Daraus ergibt sich, dass die unteren Hälften relativ mehr Masse als die oberen gewinnen“, so kann ich in diesem Belege nur einen wohl möglichen, jedoch ganz speciellen Fall erblicken, der eine Schlussfolgerung in dem genannten Sinne nicht gestattet. Sind vielleicht üppige Adventivsprosse etc., welche man sehr häufig in aufrechter Lage antrifft, mit berücksichtigt worden?

Ein weiteres Argument Wiesner's knüpft an die Ausnahmestellung des letzten Blattes eines Buchen- bezw. Ulmensprosses an.

Wie bereits früher erwähnt, sind jene Blätter, deren Axillarknospen im folgenden Jahre die Fortsetzung des Sprosses übernehmen, bei der Buche fast ganz symmetrisch, bei der Ulme jedenfalls meist geringer asymmetrisch als die übrigen. Gleichzeitig ist nun auch die Lage zum Horizont eine andere. Während nämlich bei hemiorthotroper Lage des Sprosses die seitlich angeordneten Blätter für gewöhnlich klinotrop sind, stellt sich jenes Blatt in die Verlängerung des Sprosses, befindet sich daher ebenso wie jener in hemiorthotroper Lage[1]). Diese soll aber eine symmetrische Ausbildung bedingen. „Dieses symmetrische Blatt ist also aus einer asymmetrischen Anlage[2]) unter dem Einfluss der hemiorthotropen Lage hervorgegangen“ (Wiesner IV, 673).

Auch dieses Moment ist nicht stichhaltig, da nach meinen Untersuchungen die erwähnte Differenz in der Blattasymmetrie bereits in der geschlossenen Knospe vorhanden ist. Dies wies ich nach, indem im Frühjahr vor Aufbrechen der Knospen aus der Mitte der fraglichen jungen Blätter mikroskopische Querschnitte entnommen und an diesen die Breiten der Blatthälften gemessen wurden[3]). Diese Zahlen gaben eine gute Vorstellung des Asymmetriegrades. Als Durchschnitt aus ca. 20 Messungen erhielt ich für das letzte Blatt das Verhältniss 1 : 1,03, für das Controllblatt (meist das dritte) 1 : 1,21, also Werthe, welche denen der erwachsenen Blätter gleichkommen[4]). Bei der Ulme liegen diese an

1) Wird noch vor Annahme der fixen Lichtlage der Blätter ein Stück der Sprossachse entfernt, so rückt nach meinen Erfahrungen das nunmehr letzte Blatt in eine entsprechende Lage ein.

2) Vergl. den Hinweis auf Hofmeister (p. 13), desgl. die Anmerkung Goebel's II, 101.

3) Diese Messungen wurden erst an vergrösserten Zeichnungen vorgenommen, die mittelst Hartnack'schem Embryographen auf Papier entworfen worden waren. Das Material stammte von Endknospen ungefähr vertikal verlaufender, meist grösserer Zweige her.

4) Wenn übrigens die Blätter der Buche in so ausgezeichneter Weise und so schnell auf die äusseren Lageverhältnisse reagiren sollen, wie dies Wiesner annimmt, so müssten z. B. (unter der übrigens nicht immer zutreffenden Voraussetzung, dass das Sprosssystem in einer Ebene liegt) an den Seitensprossen nächst höherer Ordnung eines geneigten Zweiges die nach aussen gerichteten, ähnlich wie das Endblatt des Hauptsprosses hemiorthotrop orientirten Blätter, symmetrisch sein, was nie der Fall ist. Dasselbe gilt für alle Blätter bei wagerechter Lage des ganzen Zweigsystems. Diesen Fall hat Wiesner allerdings vorgesehen. Während er aber in der Biologie p. 30 der Orientirung des Blattes zum Muttersspross eine Rolle zuweist, heisst es in der späteren Arbeit (IV, 671) bei Besprechung der Ulme: „Diese Lage ist aber doch relativ zu selten, als dass angenommen werden könnte, dass sie auf den Habitus des Blattes einen stärkeren

und für sich schon undeutlicheren Verhältnisse zweifellos ähnlich, obwohl ich sie der Schwierigkeit der Untersuchung wegen nicht näher verfolgt habe. Bei der Linde kommt ein Unterschied in der Asymmetiie des Endblattes überhaupt nicht in Frage.

Als letztes, wenn auch nicht geringstes Moment, welches der Wiesner'sche Erklärung entgegensteht, möchte ich auf eine bekannte Thatsache hinweisen. Während Wiesner stets von einer Klinotropie spricht, welche sich auf die in der fixen Lichtlage befindlichen, erwachsenen Blätter bezieht, nehmen diese in der Zeit ihrer intensivsten Entwickelung häufig eine ganz andere Lage zum Horizont ein. Bei der Buche, Linde, Hasel, Ulme etc. nutiren bekanntlich die im Wachsthum befindlichen Sprossenden stets mehr oder minder genau abwärts[1]). Die ebenfalls abwärts hängenden, jungen Blätter befinden sich so in einer hemiorthotropen Lage (namentlich ist dies bei der Ulme sehr deutlich) und verharren in ihr, bis sie z. B. bei der letztgenannten Pflanze ungefähr $^2/_3$—$^3/_4$ ihrer zukünftigen Grösse erreicht haben. Erst dann gehen sie mit Aufrichtung des Inter-

---

Einfluss auszuüben vermöge." — Ein drittes Argument Wiesner's, welches allerdings mit den von uns genauer behandelten Pflanzen nichts zu thun hat, sei hier ebenfalls kurz besprochen, und zwar handelt es sich um Fiederblättchen der verschiedensten Pflanzen. Aehnlich wie bei den Buchensprossen sind bei hemiorthotroper Lage des ganzen Blattes die Seitenblättchen klinotrop, das Endblättchen hemiorthotrop orientirt. Dies soll auch nach Wiesner den Grund abgeben, weshalb erstere stets asymmetrisch, das letztere dagegen symmetrisch zu sein pflegen. Im allgemeinen sollen allerdings diese Formverhältnisse in ihrer Abhängigkeit von der Lage zum Horizont erst phylogenetisch zur Entwickelung kommen, in einigen Fällen aber auch während der Individualentwickelung des Blattes zum Ausdruck gelangen. In Bezug auf den letzteren, uns allein interessirenden Punkt weist Wiesner auf eine Angabe Hofmeister's (p. 592) hin, wonach bei einer Reihe von Pflanzen die Fiederblättchen in der Knospenlage symmetrisch sein sollen. Dies ist aber ebenso irrthümlich wie die Annahme Hofmeister's, dass die während der Blattentfaltung dem Zenith zugekehrten Blättchen-Hälften die grösseren werden (vergl. Goebel II, 106). Bei sämmtlichen angeführten Gattungen (untersucht wurde mindestens je eine Species) wurde Asymmetrie der Fiederblättchen, häufig in fast stärkerem Maasse als in erwachsenem Zustande, in der Knospenlage von mir constatirt (höchstens bei *Vitex agnus castus* kann dies zweifelhaft erscheinen, ein Umstand, der aber insofern nicht in Betracht kommt, als von den je zwei Seitenabschnitten des erwachsenen Blattes der eine asymmetrisch, der andere symmetrisch ist). — Erwähnt sei noch, dass die Blattfiedern bei *Robinia Pseudacacia* und *viscosa*, entgegen der Annahme Wiesner's, stets asymmetrisch sind, mithin der Hinweis dieses Autors (IV, 670) auf die Bedeutung der periodischen Bewegungen der Blättchen hinfällig wird.

1) Bei sehr üppigen Trieben, welche ihr Wachsthum auch noch im Verlaufe des Sommers fortsetzten, habe ich die Nutation späterhin nicht mehr beobachtet, was aber auch ohne merklichen Einfluss auf die Asymmetrie der Blätter blieb.

nodiums in die klinotrope „fixe Lichtlage" über. Dass sich aber dann noch Unterschiede in der Asymmetrie ausbilden sollten, wie solche auf Fig. 1 dargestellt sind, ist ausgeschlossen[1]).

In den vorliegenden Zeilen glaube ich gezeigt zu haben, dass der Wiesner'sche Erklärungsversuch, die Blattasymmetrie der Buche, Ulme etc. auf das Moment der Lage des Blattes zum Horizont zurückzuführen, einer strengeren Kritik nicht standhält. Den im Vorstehenden näher besprochenen Unterschieden im Ausbildungsgrade der Schiefblättrigkeit liegen, wie wir sahen, offenbar ganz andere Bedingungen zu Grunde[2]). Was dagegen die bereits an den Blattanlagen innerhalb der geschlossenen Knospen bemerkbare Asymmetrie anbetrifft, so dürfte dieselbe auf innere Factoren zurückzuführen sein, und zwar je nachdem die äussere oder innere Blatthälfte die geförderte ist, auf Exotrophie bezw. Endotrophie, wie ja auch Goebel (II, 104) die Schiefblättrigkeit der Begonie auf ersteren Factor zurückführt.

---

1) Was die fixe Lichtlage der Ulmenblätter anbetrifft, so sei beiläufig einer von mir häufig gemachten Beobachtung gedacht. Besonders stark asymmetrische Blätter an der Peripherie der Baumkrone, wie z. B. in Fig. 1a abgebildet, sah ich nämlich nicht, wie dies bei anderen Pflanzen die Regel bildet, in einer senkrecht zum stärksten Lichteinfall stehenden Lichtlage, sondern mehr oder minder deutlich in Profilstellung, und zwar war die grössere, vordere Blatthälfte dem Zenith zugekehrt, sodass die Blattoberflächen der Hauptsache nach dem Innern der Krone zugewandt waren. Wenig asymmetrische Blätter dagegen, sei es, dass sie als Schattenblätter an denselben Bäumen, oder für die Art bezw. Individuum der Pflanze charakteristisch waren, verhielten sich normal. Mit dieser vielleicht als Schutzmittel gegen zu intensive Beleuchtung anzusehenden Vorrichtung reihen sich jene oben genannten Ulmenbäume den verwandten Beispielen von *Salix*, *Populus*, *Abies*, Compasspflanzen etc. (vergl. Stahl I, II), besonders aber gewissen nach Wiesner (II, 45 und VIII, 9, 15) und Haberlandt (111) in den Tropen häufig auftretenden Typen an. Immerhin scheinen aber in unserem Falle zwischen der asymmetrischen Form der Blätter und ihrem heliotropischen Verhalten gewisse Beziehungen zu bestehen.

2) Schon aus diesem Grunde ist es meiner Meinung nach nicht nöthig, auf die von Wiesner berücksichtigte phylogenetische Seite des Problems näher einzugehen. Diese Betrachtungsweisen, wie auch so viele verwandter Natur, sind doch so lange der Möglichkeit eines wissenschaftlichen Meinungsaustausches entzogen, als wir noch nicht über die fundamentalsten Voraussetzungen völlige Klarheit besitzen.



B. Die Symmetrieverhältnisse der Blätter von Seitensprossen (laterale Blattasymmetrie)[1].

Wiesner hat in seinen bereits öfters citirten Arbeiten (I, IV) verschiedentlich darauf hingewiesen, dass auch bei Pflanzen mit typisch symmetrischen Blättern bisweilen Abweichungen von der Blattsymmetrie vorkommen, die dem Einfluss der Klinotropie unterliegen sollen. „Es kommt namentlich bei Annahme der fixen Lichtlage häufig zur ‚schiefgeneigten' Lage, und unter starker Abweichung von der normalen Orientirung tritt dann nicht selten der Fall ein, dass das betreffende Blatt, sofern es noch stark wachsthumsfähig ist, asymmetrisch wird" (Wiesner IV, 669). Büsgen (129) giebt als Beispiele Ahornarten, Esche, Rosskastanie und Robinie an, bei denen „die nach der Erde schauende Hälfte eines Blattes stärker entwickelt ist als die andere."

Als ich diese Verhältnisse gelegentlich im Freien studirte, machte ich die bemerkenswerthe Beobachtung, dass bei einer ganzen Reihe von Bäumen, mit sogenannten typisch symmetrischen Blättern, nicht nur bei klinotroper Lage der letzteren, sondern überhaupt bei von der orthotropen Richtung abweichenden Sprossen stets asymmetrische Blätter zu finden sind. Die Klinotropie des einzelnen Blattes konnte mithin von vornherein nicht allein ausschlaggebend sein. Da mir diese Gelegenheit zur Untersuchung der die Asymmetrie bedingenden Factoren besonders günstig erschien, so habe ich auf experimentellem Wege versucht, einer Beantwortung der Frage näher zu treten.

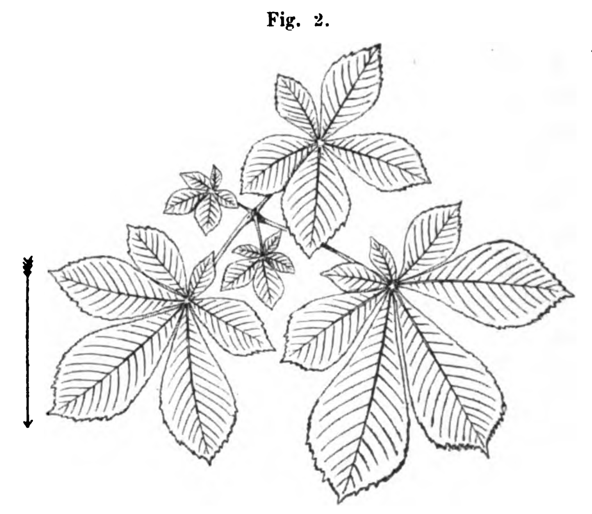
1. Die Asymmetrie der Blätter von *Aesculus Hippocastanum* und einigen anderen Pflanzen.

Ein besonders günstiges Object für die einschlägigen Fragen ist die Rosskastanie (*Aesculus Hippocastanum*), an welcher ich zunächst kurz die äusseren Formverhältnisse der Blätter skizziren möchte.

1) Vergl. p. 50.

Die Asymmetrie dieser bekanntlich fünf-, sieben- oder neunfingrigen, in decussirter Stellung befindlichen Blätter kommt durch verschiedene Grösse der sich entsprechenden Blättchen einer jeden Hälfte zum Ausdruck und kann zahlenmässig durch einfache Längenmessung jener veranschaulicht werden. Unter „normalen“ Verhältnissen (bei orthotroper Sprossrichtung) ist das Mittelblättchen das längste, das angrenzende Paar nur wenig, die nächst folgenden aber graduell ganz erheblich kürzer als jenes [1]). (Da die Spitzen der radiär angeordneten Abschnitte ungefähr auf der Peripherie eines Kreises sich befinden, so liegt die Blattbasis excentrisch zu

Fig. 2.



Ein zum Horizont geneigt stehender Zweig der Rosskastanie, von der Verlängerung der Sprossachse aus gesehen. Sämmtliche Blätter sind asymmetrisch. Der Pfeil giebt die Richtung der Schwerkraft an (nach Photographie).

diesem.) Bei Asymmetrie des ganzen Blattes kann einer der Seitenabschnitte zum absolut grössten werden.

An den zum Horizont geneigt verlaufenden Sprossen sind es nun die seitlich inserirten Blätter, welche mehr oder minder asymmetrisch erscheinen und zwar ist die nach aussen gerichtete bezw. die in der ursprünglichen Knospenlage abwärts gekehrte Blatthälfte die grössere [2]) (vergl. Fig. 2). Die Asymmetrie ist im allgemeinen

1) Dass jedes einzelne Blättchen (mit Ausnahme des Mittelblättchens) für sich asymmetrisch ist, kommt für uns nicht weiter in Betracht.

2) Sind die Blattebenen zum Horizont geneigt, so ist die untere Hälfte die äussere bezw. grössere.

umso grösser, je stärker geneigt die Sprossachse zum Horizont steht. In Bezug auf die Sprossachse selbst ist die Schiefblättrigkeit umso stärker ausgeprägt, je genauer die Blattinsertionen sich den Seitenlinien des Zweiges einfügen, um so geringer aber, je mehr sie sich der oberen bezw. unteren Sprosskante nähern. Die in der durch den Erdradius gelegten Medianebene des Zweiges inserirten Blätter sind stets symmetrisch. Zwischen beiden Extremen finden sich nun je nach der Lage alle möglichen Uebergänge[1]).

Indessen macht sich auch an den wenig asymmetrischen bezw. ganz symmetrischen Blättern der Einfluss der Lage, im weitesten Sinne, auf die Blattgestalt bemerkbar, den wir dahin kennzeichnen können, dass bei sämmtlichen Blättern die nach aussen gekehrten Abschnitte relativ am stärksten gefördert werden. Während dies bei den Flankenblättern, wie wir sahen, in der Asymmetrie zum Ausdruck kommt, bewirkt es bei den Blättern der Oberseite eine Förderung der hinteren, bei den Blättern der Sprossunterseite eine solche der vorderen Blattabschnitte. Dementsprechend nähern sich die ersteren mehr einer concentrischen, gedrungenen, die letzteren einer stark excentrischen, gestreckten Form.

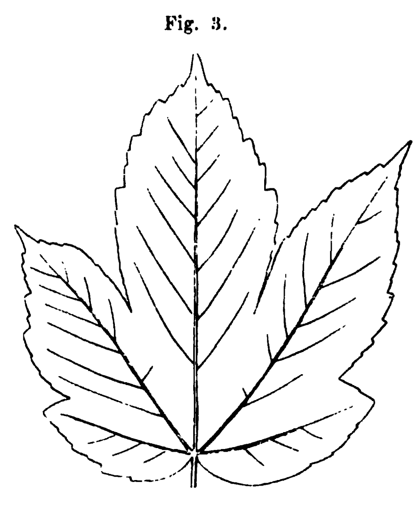
An den soeben besprochenen Blättern macht sich aber noch die als Anisophyllie bekannte Erscheinung eines Grössen- und Gestaltunterschiedes der Blätter eines Paares bemerkbar, wie ja überhaupt Minimum der Blattasymmetrie und Maximum der Anisophyllie (bezw. umgekehrt) zusammentreffen. Wie sich aber die oben beschriebenen Erscheinungen gleichzeitig den bekannten Kennzeichen der Anisophyllie unterordnen, zeigen sie uns, dass die Gestaltsänderungen, welche die Anisophyllie zum Ausdruck bringen, nicht alle Theile des Blattes in gleicher, jedoch in gesetzmässiger Weise beeinflussen.

Im Vorstehenden wurde auf die Asymmetrieverhältnisse der Rosskastanienblätter deshalb besonders genau eingegangen, weil in Folge der radialen Anordnung der einzelnen Blattabschnitte sich diese besonders übersichtlich gestalten. Neben *Aesculus* lässt sich

1) Es mag noch daran erinnert werden, dass die gekreuzt stehenden Blattpaare geneigter Zweige die verschiedenste Orientirung zum Horizont einnehmen können. Die durch je ein Blattpaar gelegten Medianebenen des Sprosses liegen bald im Erdradius bezw. senkrecht zu eben dieser Ebene, bald stehen sie beide in Diagonalstellung, bezw. schräg zum Horizont. In ersterem Falle sind nur die Blätter je eines Paares, im letzteren sämmtliche Blätter asymmetrisch; entsprechend verhält es sich auch mit der Anisophyllie. Wir können dementsprechend berechnen, dass mindestens die Hälfte aller Blätter der Rosskastanie asymmetrisch sein muss, was sich mit der gewöhnlichen Anschauung von der Symmetrie ihrer Blätter nicht vereinen lässt.

aber dieselbe Erscheinung noch an einer ganzen Reihe von Pflanzen und zwar speciell anisophyllen Gewächsen verfolgen, von denen unter anderen *Fraxinus*, *Sambucus*, *Juglans*, *Canabis*, *Ailanthus*, *Catalpa*, *Acer*, *Quercus*[1]), *Ficus Carica* genannt seien. Die Blätter der letzten vier sind übrigens meist einfach, was jedoch an der Erscheinung im Princip nichts ändert. Wenngleich im allgemeinen die Schiefblättrigkeit hier seltener die Grade erreicht, wie bei der Rosskastanie (bei einzelnen ist sie häufig ohne Messung kaum erkennbar[2])), so kommen doch unter gewissen Bedingungen bisweilen recht eklatante Fälle vor, wie Fig. 3 an dem Beispiel von *Acer Pseudoplatanus* zeigt. Auch hier sind die nach aussen gekehrten eventuell abwärts gerichteten Blatthälften bezw. Theile eines einzelnen Blattes gefördert. Aehnlich wie bei *Aesculus* kann man dies Princip bisweilen auch an den ganz oder fast symmetrischen (anisophyllen) Blättern der Sprossober- bezw. -unterseite erkennen. An einem solchen auf Fig. 4*a* und *b* wiedergegebenen Blattpaar von *Acer platanoides* fallen uns sofort die abweichenden Gestaltungsverhältnisse der Blattbasis in die Augen. Während an dem grösseren, unteren Blatt die Ränder des letzten Segmentpaares von der Blattbasis aus im spitzen Winkel auseinander weichen, greifen sie an

Fig. 3.



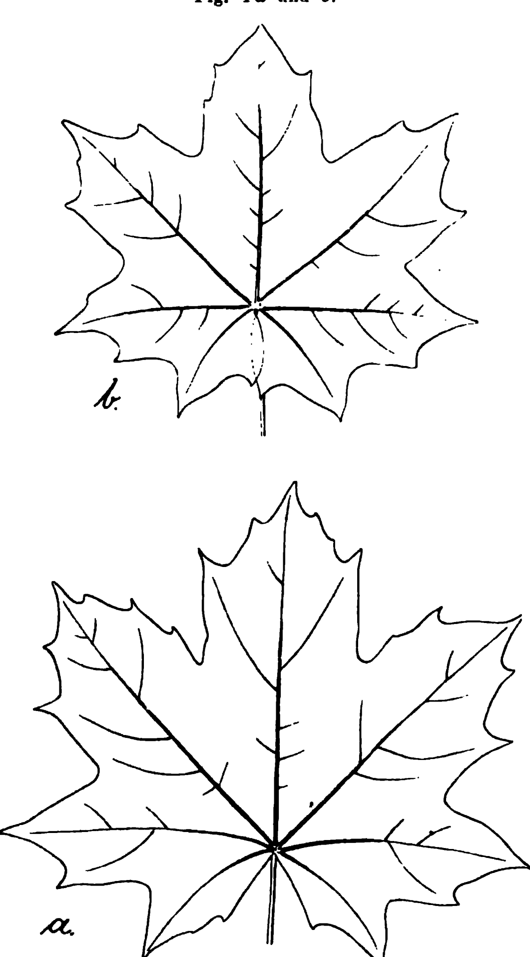
Ein stark asymmetrisches Flankenblatt eines Seitenzweiges von *Acer Pseudoplatanus*. $^1/_2$ nat. Gr.

1) Betreffs einer ungleichen Ausbildung der Blatthälften von *Quercus* findet sich bereits bei Goebel (II, 79) eine Andeutung. Zu obiger Aufzählung sind offenbar auch einige Staphyleaceen hinzuzufügen, wie ich einer kürzlich erschienenen Mittheilung von Wagner entnehme. Beiläufig sei bemerkt, dass bei $^2/_5$ Blattstellung, wie bei *Juglans* u. a. die Zahl der wirklich symmetrischen Blätter theoretisch noch nicht $^1/_5$ des Laubes betragen kann, da günstigsten Falls nur eine Orthostiche genau auf der Sprossober- bezw. -unterseite verlaufen kann.

2) In einzelnen Fällen von Fiederblättern, z. B. *Fraxinus* und *Staphylea*, wird sie, wie dies auch Büsgen und Wagner, l. c. angiebt, hauptsächlich am Blattgrund deutlich.

dem oberen, kleineren Blatte sogar übereinander[1]). In letzterem Falle ist dies bedingt durch eine relativ intensivere Flächenzunahme ebendieser, für gewöhnlich nach aussen gekehrten Segmente.

Fig. 4 *a* und *b*.



Ein ungleiches Blattpaar eines anisophyllen Sprosses von *Acer platanoides*, die verschiedenen Gestaltungsverhältnisse der Blattbasis zeigend: *a.* das untere, *b.* das obere Blatt. $^{2}/_{3}$ nat. Gr.

Bei dem gefiederten Blatt von *Sambucus nigra* sind dieselben Gesetzmässigkeiten darin wieder zu erkennen, dass das an der

1) Nicht immer ist der Unterschied so auffallend, kommt aber doch stets durch eine Grössendifferenz des genannten Winkels zum Ausdruck.

Blattbasis befindliche Blättchenpaar des oberen, kleineren Blattes relativ, ja bisweilen absolut grösser ist, als das entsprechende des unteren, grösseren Blattes.

2. Die Ursachen der Blattasymmetrie.

Nach Betrachtung der äusseren Verhältnisse wenden wir uns jetzt zu der Frage nach den Bedingungen, welche der Asymmetrie in den genannten Fällen zu Grunde liegen. Bemerkenswerth ist von vornherein das Zusammentreffen mit der Erscheinung der Anisophyllie, sodass wir wahrscheinlich mit der Möglichkeit eines engeren Zusammenhanges beider Phänomene zu rechnen haben werden, aus welchem Grunde auch gelegentliche Bemerkungen zur Anisophylliefrage ihre Rechtfertigung finden dürften. Wir sahen ferner, dass die Lage zum Horizont in irgend einer Weise betheiligt sein muss, wobei jedoch die klinotrope Lichtlage des einzelnen Blattes nicht die Hauptrolle zu spielen braucht[1]).

Die Experimente, welche ich im Frühjahr 1900 (einige noch nachträglich 1901) anstellte, wurden mit der Rosskastanie und Ahorn *(Acer Pseudoplatanus* und *platanoides)* und zwar theils an Bäumen im Freien, theils an 2—3jährigen eingetopften Pflanzen im geschlossenen Raume vorgenommen.

a) Die Induction der jungen Blattanlagen innerhalb der geschlossenen Knospe.

Meine ersten Versuche bestanden darin, den Endknospen grösserer Hauptzweige speciell bei der Rosskastanie vor ihrer Entfaltung eine von der ursprünglichen Lage abweichende Orientirung zum Horizont zu geben, sodass bei sonst gleichbleibender, in einzelnen Fällen aber auch verstärkter Neigung zu letzterem das Sprossende mit der Endknospe bei den einen um 90°, bei den anderen um 180° um ihre Achse gedreht waren. Nur solche Sprosse wurden ausgewählt, an denen das eine der sich kreuzenden Blattpaare innerhalb der lothrecht zum Horizont stehenden Median-

1) Hierzu sei folgender Satz Wiesner's (IV, 669) angeführt: „Bemerkenswerth erscheint mir das gewöhnliche Zusammentreffen von Anisophyllie und Symmetrie der Blätter, welches so zu erklären ist, dass gerade bei Anisophyllie die Blätter die Tendenz zu steter hemiorthotroper Lage besitzen . . ." Diese in Bezug auf die Symmetrieverhältnisse nach unseren Erfahrungen nicht mehr stichhaltige Angabe kann wohl nur auf die gewöhnliche (laterale) Anisophyllie bezogen worden sein, da die habituell anisophyllen Gewächse die eklatantesten Beispiele für Blattasymmetrie abgeben.

ebene des Sprosses inserirt war, was an den vorjährigen Blattnarben ja leicht entschieden werden konnte.

Nach der Entfaltung der Blätter ergab sich folgendes Bild: An den um 90° gedrehten Sprossen waren die auf den ursprünglichen Flankenseiten inserirten Blätter asymmetrisch und zwar in einer der ursprünglichen Lage entsprechenden Orientirung. Die Blätter der neuen Flankenseiten, welche ihrer früheren Lage nach symmetrisch geworden wären, zeigten dagegen eine allerdings etwas geringere Asymmetrie, welche aber der neuen Lage zum Horizont entsprach. Die um 180° gedrehten, also direct umgekehrten Sprosse wiesen nur auf ihren Flankenseiten asymmetrische Blätter auf, deren Form aber mit der der ursprünglichen Lage übereinstimmte[1]). Dies galt besonders für die erst entfalteten Blattpaare, während bei den folgenden die Unterschiede undeutlicher wurden[2]). Die in diesen Versuchen gleichzeitig auftretende Anisophyllie verhielt sich der Blattsymmetrie ganz analog, wie dies nach den bekannten Beobachtungen Frank's (I) und Goebel's (I, 840) auch zu erwarten war.

Unsere Versuche zeigen uns demnach einmal, dass die Asymmetrie der Flankenblätter für gewöhnlich schon in der Knospenlage inducirt ist, sodann aber, dass die Asymmetrie sich auch während der Entfaltung der Blätter unter unmittelbarer Wirkung äusserer Faktoren ausbilden kann. Da bei einigen Versuchsobjecten die Blätter eine wagerechte (hemiorthotrope) Lichtlage annahmen, so geht auch hieraus schon das betreffs der Klinotropie früher Gesagte hervor. Die einmal inducirte Asymmetrie ist nicht ohne weiteres umkehrbar[3]).

Die im Vorstehenden besprochene Induction des Vegetationspunktes innerhalb der geschlossenen Knospe ist, wie die Lage des Sprosses zum Horizont zeigt, offenbar von äusseren Factoren abhängig. Aber auch innere Ursachen können den Blättern in gewissen Fällen eine Asymmetrie induciren, wie wir im Folgenden sehen werden.

b) Die Bedeutung innerer Factoren.

Namentlich an kleineren Seitenzweigen der verschiedensten, oben genannten Pflanzen kann man bisweilen eine ausserordentliche

1) Letzterer Versuch wurde auch an *Acer platanoides* mit demselben Erfolge vorgenommen.

2) Da meist drei Blattpaare von den Versuchssprossen gebildet wurden, so kam dieser Fall nicht überall zur Geltung.

3) In der Knospe ist die Asymmetrie für gewöhnlich nicht nachweisbar, nur bisweilen bei Axillarknospen.

Asymmetrie der Blätter beobachten, welche ausnahmsweise nicht eine bestimmte Orientirung zum Horizont erkennen lässt. Hier sind die in Bezug auf den Muttersspross seitlich inserirten Blätter asymmetrisch und zwar ist die von jenem abgewandte Hälfte die grössere. Diese Verhältnisse treten sehr deutlich hervor, wenn wir einen jüngeren Spross betrachten, welcher z. B. der Oberseite eines grösseren horizontalen Zweiges entspringt und mit diesem, mithin auch dem Horizont, einen spitzen Winkel einschliesst. An ihm sind dann die Flankenblätter in umgekehrter Weise wie sonst asymmetrisch, indem die oberen, bezw. vom Mutterspross abgekehrten Blatthälften die grösseren sind. Die äusseren Factoren vermochten mithin nicht die durch innere Ursachen bedingte Asymmetrie umzukehren[1]). Mit einer grösseren Länge des Seitensprosses nimmt aber offenbar der Einfluss der inneren Factoren ab, indem allmählich die Blattasymmetrie geringer wird und schliesslich, wie ich dies beim Ahorn besonders deutlich sehen konnte[2]), in umgekehrter, in Bezug auf die Lage zum Horizont also normaler Anordnung auftritt. In diesem Falle haben also die äusseren Factoren schliesslich den Ausschlag gegeben.

Handelt es sich um einen Axillarspross, welcher der Flankenseite eines geneigten Zweiges entspringt, so sind sämmtliche Blätter asymmetrisch, indem bei den einen innere, bei den anderen äussere Factoren wirksam sind. Entspringt dagegen der Spross der Unterseite eines geneigt stehenden Zweiges, oder haben wir es mit einem Axillartrieb eines orthotropen Stammes zu thun, so wirken sämmtliche Factoren in gleichem Sinne und können ganz ausserordentliche Grade von Blattasymmetrie bedingen. Wahrscheinlich gilt dies z. Th. auch für den in Fig. 3 wiedergegebenen Fall von *Acer*.

Die beschriebenen Vorgänge sind ganz analog den von Goebel (I, 840), Wiesner (IV, 698, V und X) und Weisse (I) in Bezug auf Anisophyllie gemachten Beobachtungen. Ebenso wie dort sind hier die inneren Ursachen in der als Exotrophie beschriebenen Form vertreten. Diese Thatsache ist aber insofern für uns von erhöhtem Interesse, als obige Fälle ein Gegenstück zu den bereits für die Ulme und Begonie angeführten Beispielen

1) Schliesst der Seitenspross mit dem Mutterzweige einen rechten Winkel ein, d. h. nimmt er eine orthotrope Lage ein, so kommen äussere Factoren häufig überhaupt nicht in Betracht.

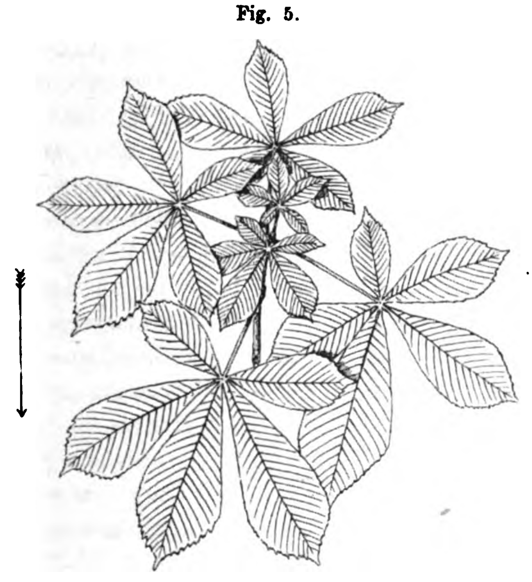
2) Bei *Aesculus* scheint ein solcher Uebergang langsamer vor sich zu gehen.

liefern. Sie unterscheiden sich aber von letzteren ganz wesentlich darin, dass die Wirksamkeit der Exotrophie bei ihnen in weit höherem Maasse durch äussere Factoren modificirt oder gar aufgehoben werden kann, als dies bei jenen (wenigstens der Ulme) möglich ist.

c) Der Einfluss äusserer Factoren (Schwerkraft und Licht).

Aus früheren Versuchen hatte sich ergeben, dass auch allein äussere Factoren, welche im allgemeinen mit der Lage des Sprosses

Fig. 5.

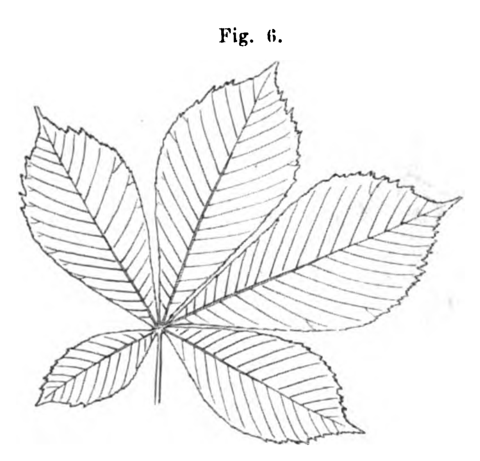


Eine junge, 3jährige Pflanze von *Aesculus Hippocastanum*, welche die durch Versuchsanstellung erzielte Blattasymmetrie und Anisophyllie demonstrirt (in der Verlängerung der Sprossachse gesehen). Nach Photographie.

zum Horizont im Zusammenhang stehen, eine Asymmetrie des Blattes bedingen können. Ihnen wollen wir uns jetzt zuwenden und zwar die beiden wichtigsten Momente, die Schwerkraft und das Licht, in ihrer Wirkungsweise prüfen. Zu diesem Zwecke sollen zunächst eine Reihe von Versuchen mit eingetopften *Aesculus*- und *Acer*-Pflanzen beschrieben werden, welche auch gelegentliche Bemerkungen zur Anisophylliefrage gestatten werden.

Zur ersten Orientirung stellte ich eine Anzahl der genannten Pflanzen in grösserer und geringerer Entfernung von je einem grösseren Fenster noch vor Aufbrechen der Knospen in aufrechter Lage auf, sodass sie einseitiger Beleuchtung ausgesetzt waren[1]). Bei Abschluss des Versuches (nach völliger Entwickelung der Blätter) ergab sich, dass die neuen Hauptsprosse, um welche es sich zunächst ausschliesslich handelte[2]), dem heliotropischen Reize folgend, sich dem Lichte zugekehrt und eine geneigte Lage zum Horizont angenommen hatten. Die annähernd in einer Ebene angeordneten Blätter hatten entsprechend dem schräg von oben einfallenden Lichte eine klinotrope Lichtlage eingenommen. In ausgezeichneter Weise traten nun an ihnen Anisophyllie und Asymmetrie der Blätter hervor, wie dies für *Aesculus* in Fig. 5 und 6 wiedergegeben ist. Die abwärts gerichteten resp. dem Licht zugekehrten Blätter sowie die entsprechenden Blatthälften bezw. -abschnitte der Flankenblätter waren die grösseren, genau wie es bei gleicher Orientirung zum Horizont an den Pflanzen im Freien zu beobachten ist[3]).

Fig. 6.



Ein in den beschriebenen Versuchen gewonnenes, asymmetrisches Blatt der Rosskastanie. $^1/_3$ nat. Gr.

Für die Entscheidung der Frage, in wie weit der eine oder andere Factor bei dem Zustandekommen des Gesammtergebnisses betheiligt war, eignet sich dieser Versuch allerdings nicht, da neben einer etwaigen Schwerkraftwirkung sicher das Licht von Einfluss gewesen war, obwohl die Blätter bezw. Blatttheile in der fixen Lichtlage im wesentlichen vom Licht in gleicher Weise getroffen wurden. Diese Lichtwirkung liess sich schon kurz nach Oeffnung der Knospe an dem Asymmetrisch- und ungleich Grosswerden der Blätter constatiren, bevor der Spross bezw. die Blätter eine wesentliche

1) Sonstige Lichtquellen waren ausgeschlossen worden.

2) Sie bieten uns die Gewähr für Ausschluss innerer Factoren.

3) Bei den Flankenblättern von *Aesculus* zeigten die Mittelblättchen eine entsprechende Asymmetrie, was im Freien jedoch nur selten vorkommt.

Neigung zum Horizont angenommen hatten. Da nämlich der Spross anfangs noch vertikal aufrecht wuchs, so wurden die zunächst noch wie in der Knospenlage in aufrechter Stellung muschelförmig um den Sprossscheitel gruppirten Blätter in verschiedener Weise von dem seitlich einfallenden Licht getroffen. Indem nun die vom Licht bevorzugten Blätter bezw. Blatthälften ein intensiveres Wachsthum zeigten, musste der oben angedeutete Effect zu Stande kommen. Uebrigens sei bemerkt, dass man dieselben Verhältnisse wie bei diesem Experiment im Freien an Waldrändern beobachten kann, wo ja das Licht niedrigere Pflanzen (z. B. junge Ahorn- und Rosskastaniebäume) in ähnlicher Weise seitlich trifft.

Um den Einfluss der Schwerkraft und des Lichtes gesondert verfolgen zu können, bedarf es daher einer Versuchsanordnung, bei der einer von beiden Factoren ausgeschlossen wird, oder aber beide in verschiedener Richtung zu einander in Wirksamkeit treten. Wir wollen mit der Schwerkraft beginnen.

Analog den soeben beschriebenen Versuchen wurden einige Pflanzen von vornherein in eine stark geneigte Lage gebracht und so dem Fenster zugekehrt, dass die geschlossene Endknospe vom Licht allseitig getroffen wurde. Auch hier ergab sich am Schlusse der Versuche eine Blattasymmetrie und Anisophyllie, die in derselben Weise wie oben angeordnet, jedoch langsamer und in geringerem Grade zur Ausbildung kam. Dass dem Licht eine wesentliche Rolle nicht zukam, bewies das Fehlen von Unterschieden im anatomischen Bau der Blätter eines anisophyllen Blattpaares, wie ich sie im ersteren Falle hatte constatiren können[1]. Da aber immerhin ein wenn auch minimaler Fehler sich insofern einschlich, als nämlich der Spross in Folge geotropischer Krümmung[2]) eine etwas steilere Richtung, als ihm ursprünglich gegeben worden waren, annahm, mithin eine einseitige Lichtwirkung schliesslich doch in geringem Maasse möglich sein konnte, traf ich eine andere Anordnung bei hauptsächlicher Berücksichtigung der Seitenzweige solcher Topfpflanzen, welche vornehmlich am Ahorn ausgeführt wurden.

1) Solche Unterschiede müssen natürlich bei den anisophyllen Blattpaaren in weit höherem Maasse als bei den beiden Hälften eines Flankenblattes hervortreten. In dem erwähnten früheren Falle hatte sich z. B. ein Unterschied in der Blattdicke wie 2 : 1 (gemessen an den Mittelblättchen der Rosskastanienblätter), ergeben.

2) Praktisch kommt dies, speciell bei der Blattasymmetrie, eigentlich kaum in Frage, da inzwischen die Blätter, namentlich das erste Paar, ihre Lichtlage mehr oder minder vollkommen eingenommen hatten.

An Seitenzweigen erster Ordnung ist bekanntlich das Flankenblattpaar gleich gross, das median inserirte Blattpaar stets symmetrisch; beide können also mit gewissem Vorbehalt zur Anisophyllie- und Blattasymmetriefrage benutzt werden. Derartige Pflanzen wurden nun in wagerechter Lage, parallel zum Fenster, jedoch in einiger Entfernung und mittlerer Höhe von diesem[1]) so aufgestellt, dass die durch den fraglichen Seitenspross und den Hauptstamm gelegte Medianebene in die des Hauptlichteinfalles zu liegen kam[2]). Die bei diesen Versuchen ganz kurz bleibenden Triebe zeigten keinerlei Krümmung.

Sämmtliche Blätter des Seitenzweiges erwiesen sich nun sowohl asymmetrisch als auch anisophyll, was, sofern wir von der Exotrophie und dem in gleicher Richtung wirkenden Licht absehen, bei je einem Blattpaar offenbar durch die Schwerkraft bedingt sein musste. Aber auch die Hauptsprosse selbst, welche nur ganz kurz[3]) geblieben waren und sich nur ganz wenig dem Licht und Zenith zu schräg aufwärts gekrümmt hatten, waren für unsere Frage entscheidend. Sämmtliche Blätter waren nämlich, ähnlich wie bei den genannten Seitensprossen, asymmetrisch und anisophyll, indem die der Erde und dem Licht zugekehrten Blätter bezw. Blatthälften die grösseren waren. In der einen Richtung konnte nur die Schwerkraft, in der anderen nur das Licht hierfür verantwortlich gemacht werden.

Zum Nachweis einer Schwerkraftswirkung wurden auch einige Versuche im Dunkeln, mit gänzlichem Ausschluss des Lichtes vorgenommen, die aber, soweit Topfpflanzen in Betracht kamen, gänzlich unbrauchbar waren. Bessere Resultate ergaben kurz vor Oeffnung der Knospen abgeschnittene, in Wasser gestellte Zweige von *Aesculus* und *Acer*, welche uuter denselben Vorbedingungen wie bei den auf p. 33 beschriebenen Versuchen so orientirt wurden, dass sie bei starker Neigung zum Horizont um 90° aus ihrer ursprünglichen Lage gedreht waren. Bei den meisten Zweigen wurden sämmtliche Blattpaare, nach der alten und neuen Lage, mehr oder minder

1) Um möglichst einseitige, genau in der Horizontalen einfallende Beleuchtung zu erzielen.

2) Das Licht wirkte mithin in derselben Richtung wie die Exotrophie. Dementsprechend waren die in der Knospe befindlichen Blattanlagen, sowohl am Haupt-, wie auch Seitenspross so orientirt, dass ein Paar in der Horizontalen, das andere in der Vertikalen inserirt war.

3) Die eingetopften Ahornpflanzen, theilweise auch die Rosskastanienpflanzen, bildeten nur ganz kurze Triebe, im übrigen aber wohl entwickelte Blätter.

anisophyll, in einigen Fällen sogar in ganz ausserordentlichem Maasse. Blattasymmetrie liess sich allerdings in Folge der Vergeilung meist nur undeutlich constatiren. Wenn auch das Etiolement mancherlei Störung mit sich bringt, so scheint mir doch für die Anisophylliefrage dies Ergebniss einwandsfrei[1]).

Die Bedeutung des Lichtes bei der Ausbildung der Blattasymmetrie, mit der wir uns jetzt beschäftigen wollen, war bereits aus den früheren Versuchen ganz deutlich ersichtlich. Noch einwandsfreier geht sie aber aus einem mit je einer Rosskastanien- und Ahornpflanze am Klinostaten vorgenommenen Experiment hervor. Die genannten Pflanzen wurden in der Nähe eines Fensters in einer zu diesem parallelen Ebene bei senkrecht dazu stehender, horizontaler Rotationsachse gedreht[2]). Wie zu erwarten, war der Erfolg derart, dass die vom Licht aus seitlich inserirten Blätter asymmetrisch, die der anderen Blattpaare ungleich gross wurden. Die dem Licht zugekehrten Blätter bezw. Blatthälften waren die grösseren[3]).

Auf weitere, mit demselben Erfolge vorgenommene Versuche[4]) einzugehen, können wir uns ersparen; nur soviel sei gesagt, dass, je einseitiger das Licht die Pflanze trifft, umso intensiver die Wirkung ist. Dementsprechend machen sich schon Unterschiede geltend, je nachdem die Pflanzen in grösserer oder geringerer Entfernung vom Fenster aufgestellt werden. Das Licht kann jedoch nur solange einen Einfluss ausüben, bis die fixe Lichtlage von den Blättern eingenommen ist, da ja dann beide Blätthälften in gleicher Weise von ihm getroffen werden[5]). Werden daher die Pflanzen erst dann einseitiger Beleuchtung ausgesetzt, wenn die schon weiter

---

1) Ein einwandsfreier Beweis für die Schwerkraftwirkung fehlte bisher.

2) Hierdurch war bei steter seitlicher Beleuchtung die Schwerkraft ausgeschaltet. Es braucht kaum hervorgehoben zu werden, dass diese wie auch alle ähnlichen Versuche vor Entfaltung der Knospe angesetzt wurden.

3) In Bezug auf Anisophyllie stehen diese Ergebnisse mit den Beobachtungen von Weisse (I), Figdor und Wiesner (VI, IX, 655 u. a. O.) insofern im Einklang, als das stärker belichtete Blatt auch das geförderte ist. Ueber die Bedeutung des Lichtes im Freien herrschen allerdings unter den Autoren noch Meinungsverschiedenheiten (cf. p. 42).

4) Solche Versuche bestanden z. B. darin, Seitenzweige aufrechter Pflanzen seitlicher Beleuchtung auszusetzen, wobei Exotrophie und Schwerkraft in gleichem Sinne, aber senkrecht zum Lichteinfall in Wirksamkeit traten.

5) Dies gilt meistens auch in den besprochenen Versuchen für die anisophyllen Blattpaare, da sich, wie schon früher erwähnt, die sämmtlichen Blätter in annähernd einer Ebene anordnen.

entwickelten Blätter in Begriff sind, die fixe Lichtlage einzunehmen, so bleibt auch der genannte Erfolg im allgemeinen aus, obwohl die Blätter immer noch wachsthumsfähig sind und an Grösse zunehmen[1]).

In allen Versuchen zeigte sich im allgemeinen die Lichtwirkung dem Einfluss der Schwerkraft überlegen und konnte sogar, bei entsprechender Anordnung, den letzteren direct aufheben. Dies geschah z. B., als Ahorn- und Rosskastanienpflanzen in horizontaler Lage nicht weit vom Erdboden in einem Gewächshaus aufgestellt wurden und das Licht streng einseitig von oben erhielten. Hier gab meistens das Licht sowohl bei der Blattasymmetrie als auch Anisophyllie den Ausschlag. Dabei machte ich ausserdem am Ahorn bisweilen die eigenartige Beobachtung, dass der Blattstiel des unteren, kleineren Blattes den des oberen, grösseren an Länge übertraf, ein Unterschied, der wohl auf eine Schwerkraftswirkung zurückzuführen sein dürfte[2]). Auf diesen Punkt werde ich noch einmal zurückzukommen haben.

Nachdem die vorstehenden Versuche die Bedeutung der Schwerkraft und des Lichtes für die Ausbildung der Blattasymmetrie im Princip festgestellt haben, bedarf es noch für den speciellen Fall einer Prüfung der im Freien obwaltenden Verhältnisse. Da indessen betreffs der Schwerkraft Zweifel kaum entstehen können, so handelt es sich ausschliesslich um die Beleuchtungsfrage. Hierbei werden sich einige wesentliche Unterschiede herausstellen. Wir wollen zunächst wiederum das bekannte Beispiel der Rosskastanie näher ins Auge fassen.

Die Rosskastanie hat mit einer Reihe anderer Bäume z. B. Esche, Götterbaum, Feige, Fichte etc. die Eigenthümlichkeit gemeinsam, die Spitzen selbst stark geneigter Zweige für gewöhnlich steil aufzurichten, wodurch die bekannte charakteristische ∽-Form der Aeste entsteht. Hierzu kommt, dass nach meinen Beobachtungen die ganz jungen Triebe, kurz nach Verlassen der Knospe auch in den Fällen, wo der vorjährige Spross stärker zum Horizont geneigt war, sich meist steil aufrichten und nicht selten eine fast vertikale Lage einnehmen[3]). Berücksichtigen wir nun, dass die Peripherie einer Baumkrone das stärkste Licht schräg von oben und aussen (Ober- bezw. Vorderlicht[4])) empfängt, so müssen in

1) Vergl. hierzu p. 45.

2) Normaler Weise verhalten sich an anisophyllen Blattpaaren die Blattstiele genau wie die Spreiten, auch wenn das Licht allein der bedingende Factor ist.

3) Dieser Winkel gleicht sich späterhin zum Theil wieder aus.

4) Wiesner XI, 644.



den ersten Entwickelungsstadien die jungen nach aussen gekehrten Blätter bezw. Blatthälften auch am stärksten getroffen und mithin im Wachsthum gefördert werden. Doch sehen wir selbst hiervon ab, so spielt der folgende Umstand eine weit wichtigere Rolle.

Wenn die jungen Blätter etwas grösser geworden sind, werden allgemein die vorher noch aufwärts gerichteten Theilblättchen in ganz charakteristischer Weise abwärts geschlagen, sodass ihre Spitzen sämmtlich der Erde zugekehrt sind. Mit ihren Spreiten hüllen sie so gewissermassen einen schmalen, vertikalen Cylinder bezw. Kegel ein[1]). In dieser Lage verharren sie längere Zeit und nehmen stetig an Grösse zu. Erst relativ spät richten sie sich zur fixen Lichtlage auf. Bei den erwähnten Beleuchtungsverhältnissen werden natürlich die nach aussen gerichteten Blättchen eines jeden Kegels stärker belichtet als die dem Inneren der Baumkrone zugekehrten und dementsprechend grösser werden. Bei den Flankenblättern muss dies zur Asymmetrie, bei den senkrecht hierzu inserirten Blättern zu Grössenunterschieden führen, die mit einer mehr langgestreckten bezw. mehr concentrischen Form, wie sie früher beschrieben wurde, verknüpft sind. Diese Verhältnisse werden gut illustrirt durch den anatomischen Bau der einzelnen Blättchen. So ergab sich, dass an einem und demselben Flankenblatt die grösseren, äusseren Abschnitte 43, die entsprechenden, kleineren der Innenseite 28 Theilstriche dick waren[2]). Dasselbe gilt auch für das anisophylle Blattpaar.

Aehnlich wie bei *Aesculus* können Eigenthümlichkeiten in der Blattentfaltung auch bei zweireihig gefiederten Blättern eine Rolle spielen. Bei *Juglans* und *Ailanthus* sehen wir z. B. die Blattspindeln kurz nach Oeffnen der Knospe sich bogenförmig mit der Spitze nach unten biegen, während die Fiedern erdwärts herabhängen[3]). Da sie diese Lage längere Zeit mehr oder minder genau einhalten, so muss auch hier das Licht die nach aussen gekehrten Fiedern im Wachsthum fördern und dementsprechend z. B. an den Flankenblättern Asymmetrie bedingen. Eine ähnliche Wirkung kann auch

---

1) Diese Erscheinung kam übrigens bei den Versuchsanstellungen im geschlossenen Raume garnicht oder nur ganz wenig zum Ausdruck, was offenbar mit den Temperaturverhältnissen zusammenhängt. Vergl. Hinze, p. 229.

2) Zur Controlle sei hervorgehoben, dass in den Fällen, wo Anisophyllie und Blattasymmetrie allein durch Exotrophie bedingt war, anatomische Unterschiede fehlten.

3) cf. Hinze, l. c.

eine steil aufgerichtete Stellung der Sprossenden hervorrufen, z. B. *Ficus Carica*, *Ailanthus*.

Wesentlich verschieden von den genannten Beispielen liegen indessen die Verhältnisse bei einfachen Blättern, wie sie z. B. von *Acer platanoides* repräsentirt werden. In Folge der ziemlich erheblichen Neigung der Endknospen von Ahornzweigen werden die jugendlichen Sprosse entschieden auf der Oberseite stärker beleuchtet als auf der Unterseite, und analog unseren Versuchsergebnissen müssten demnach eine entgegengesetzte Asymmetrie und Anisophyllie resultiren. Indessen steht für mich fest, dass hier im Freien das Licht für die Blattasymmetrie eine ganz unwesentliche Rolle spielt, wie dies auch Weisse (I) bereits für die Anisophyllie angenommen hat[1]). Während nämlich an unseren Topfpflanzen sämmtliche Wachsthumsvorgänge erheblich langsamer von statten gingen und durch streng einseitige Beleuchtung die Annahme der fixen Lichtlage verzögert wurde, nehmen die Ahornblätter im Freien ihre Lichtlage so schnell ein[2]), dass eine ungleiche Beeinflussung der beiden Hälften eines Blattes in nachhaltiger Weise nicht möglich ist. Dasselbe gilt offenbar auch für die Anisophyllie, indem auch anatomische Unterschiede im Blattbau verschieden grosser Blätter nicht nachweisbar waren[3]).

Dass aber unter gewissen Bedingungen ein merklicher Einfluss des Lichtes im Freien ganz regelmässig zum Ausdruck gelangen kann, habe ich bei kleineren Ahornpflanzen oder den unteren Zweigen grösserer Bäume, sofern beide in dichtem Baumbestande, z. B. in Wäldern, wuchsen, stets beobachten können. Daselbst zeigten die meisten, selbst stark geneigten Sprosse entweder gar keine oder eine der normalen direct entgegengesetzt orientirte

1) Wiesner (IX, 655) ist allerdings zu anderen Resultaten gelangt. Eine nähere Begründung seiner Angaben fehlt indessen.

2) Begünstigt durch die nicht so streng einseitige Beleuchtung unter Mitwirkung des Vorderlichtes.

3) Schlüsse auf eine Lichtwirkung lassen sich offenbar dann ableiten, sobald z. B. an Pyramidenvarietäten einer Pflanzenspecies ein anderes Verhalten als bei gewöhnlicher Wuchsform zu beobachten ist, da ja in Folge der steil aufgerichteten Lage der Seitenäste der stärkste Lichteinfall diese statt auf der Bauch- auf der Rückseite trifft. Bei *Quercus*, welche ich allein untersuchen konnte, war aber qualitativ und quantitativ keine Aenderung zu beobachten, sodass auch hier meine obenstehende Ansicht bestätigt wird. Eine Ausnahme jedoch werden wir an dem Beispiel von *Taxus* später noch kennen lernen.

Anisophyllie[1]) und Blattasymmetrie. Die nach aussen gekehrten, unteren Blätter und Blatthälften waren ganz erheblich kleiner. Genau wie in einem der früher beschriebenen Versuche (cf. p. 40) befand sich aber häufig die Länge der Blattstiele im umgekehrten Verhältniss zur Spreite, ein Umstand, der offenbar auf eine Schwerkraftwirkung zurückzuführen ist. Daneben waren aber auch Beispiele normal angeordneter Anisophyllie und Blattasymmetrie namentlich an kürzeren Seitenzweigen zu finden, die auf Exotrophie beruhten[2]). Der Einfluss der Beleuchtung ist meiner Meinung nach so zu verstehen, dass bei fehlendem Vorderlicht das zenithwärts einfallende Oberlicht, analog den früher beschriebenen Versuchen, streng einseitig wirkte. Daneben dürfte vielleicht in Folge der schwachen Gesammtbeleuchtung eine Verzögerung im Wachsthum Platz gegriffen haben, die dementsprechend die Möglichkeit einer längeren Einwirkung der besonderen Lichtverhältnisse bot.

Mit dem vorstehenden Beispiel soll keineswegs die Möglichkeit bestritten werden, dass auch bei einfachen, in Flankenstellung befindlichen Blättern der Einfluss des Lichtes eine Förderung der nach aussen bezw. unten gekehrten Blatthälfte zur Folge haben kann. Ein solcher Fall dürfte bei der Fuchsie, einer allerdings nicht anisophyllen Pflanze, vorliegen. Die in decussirter Stellung befindlichen Blätter werden durch Internodiumdrehung in einer Ebene angeordnet, die je nach der Neigung der Sprossachse bald schräg aufwärts, bald schräg abwärts gerichtet ist. An diesen Blättern bemerkt man häufig die Tendenz, die nach aussen gekehrte Blatthälfte grösser auszubilden. Besonders deutlich wird es aber erst an den letzten Blattpaaren eines Sprosses. Berücksichtigen wir nun, dass in jungen Entwickelungsstadien die Blattflächen längs gefaltet sind, indem die Blatthälften ihre Oberseiten einander zukehren, so ist verständlich, dass bei allmählicher Entfaltung der Lamina die untere Blatthälfte früher in Lichtgenuss treten muss als die obere[3]). Da bei den letzten Blattpaaren aber die Lichtlage nur sehr langsam und häufig unvollkommen eingenommen

1) Wiesner (V, 650) hat an Adventivsprossen am Stamm des Bergahorns Umkehrung der Anisophyllie beobachtet, und auf Ernährungsverhältnisse („Exotrophie") zurückgeführt. Welcher Art die Beleuchtung war, ist seinen Angaben nicht zu entnehmen.

2) Erinnert sei daran, dass Goebel (II, 215) unter ganz ähnlichen Beleuchtungsverhältnissen eine ausserordentliche Zunahme der normalen Anisophyllie von *Abies* beobachtet hat, also genau umgekehrt wie in unserem Falle.

3) Letztere befindet sich ja zeitweilig in Profilstellung.

wird[1]), so kann schliesslich eine deutlichere Asymmetrie resultiren. Im übrigen wird bei anderen Pflanzen erst am speciellen Falle entschieden werden können, welche Hälfte die grössere wird[2]).

d) Die Bedeutung der Klinotropie.

Für die Wirkungsweise der beiden äusseren Factoren, des Lichtes und der Schwerkraft, auf die Ausbildung der Blattasymmetrie, wie wir sie im Vorstehenden näher verfolgt haben, gilt stets als Voraussetzung eine schiefe Orientirung zur „Kraftrichtung", die für gewöhnlich nur an den Flankenblättern geneigt stehender Sprosse verwirklicht ist. Gerade in den jüngsten Entwickelungsstadien, vor Annahme der Lichtlage des Blattes, ist aber eine derartige Orientirung am ausgeprägtesten und dürfte daher bei gleichzeitigem intensivem Wachsthum, wie wir es auch thatsächlich beobachten konnten, die stärkste Wirkung zur Folge haben. Wir werden uns aber auch vorstellen müssen, dass selbst in der geschlossenen Knospe die jungen Blattanlagen dem Einfluss der Schwerkraft unterliegen[3]), ein Einfluss, der sich in der bekannten Induction bemerkbar macht. Bei letzterer dürfen wir jedoch die offenbar bestehenden Beziehungen der Blattasymmetrie zu dem ganzen dorsiventralen Aufbau des Sprosses nicht ausser Acht lassen[4]), ein Umstand, der z. B. einen etwaigen Lichteinfluss hier wohl denkbar erscheinen lässt. Ebenso ist möglicher Weise selbst in vorgeschritteneren Entwickelungsstadien mit einer Wechselbeziehung zwischen dem geneigt stehenden Spross und den Blättern zu rechnen, eine Frage, die jedoch nicht weiter verfolgt werden konnte.

Andererseits soll nach unseren Versuchen keineswegs bestritten werden, dass auch nach Annahme der fixen Lichtlage eine etwaige

1) Erwähnt sei, dass in manchen Fällen das letzte Blattpaar eines Sprosses sich in Bezug auf Anisophyllie und Blattasymmetrie von den übrigen abweichend verhalten kann. Wiesner (I) hat z. B. für *Philadelphus* daselbst starke Anisophyllie constatirt, indessen habe ich im Gegensatz zu Wiesner eine Beziehung zur Lage zum Horizont nicht finden können (ebenso bei *Fuchsia*). Nach meinen Beobachtungen sind auch das letzte bezw. die letzten Blätter häufig enorm asymmetrisch, ebenfalls ohne Beziehung zur Lage zum Horizont, z. B. Robinie. In beiden Fällen scheinen mir Wachsthumsstörungen unbekannter Natur vorzuliegen.

2) Goebel (II, 105) hat bei einigen Papilionaceen auf die Beschattung der kleineren Blatthälfte durch den Stengel aufmerksam gemacht.

3) In ähnlicher Weise, wie dies Hofmeister unzutreffender Weise für *Ulmus* annahm.

4) Vergl. Goebel (II): Abschnitt über Anisophyllie.

Klinotropie[1]) im Sinne Wiesner's einen Einfluss auszuüben vermag, obwohl a priori ein grösserer Effect bei der schon meist ziemlich vorgeschrittenen Entwickelung nicht zu erwarten ist. Dies bestätigten mir auch einige Versuche, welche ich an Ahorn- und Rosskastanienpflanzen derart vornahm, dass ohne Lageänderung der Sprossachse junge Blätter, die unter normalen Verhältnissen bei hemiorthotroper Lage symmetrisch bleiben mussten, künstlich in eine klinotrope Lage gebracht wurden[2]). Die im Freien gefundenen Fälle sind natürlich nicht maassgebend, da dieselben Factoren, welche Blattasymmetrie bedingen, eine klinotrope Lichtlage zur Folge haben können.

Auf die Scheidung der Lageverhältnisse der Blätter vor und nach Annahme der fixen Lichtlage würde überhaupt nicht soviel Gewicht zu legen sein, wenn nicht gerade hierin ein principielles Moment der Wiesner'schen Klinotropie-Lehre bestände. Es ist doch eine allgemeine Erscheinung, dass viele Blätter der verschiedensten Pflanzen, mögen sie typisch symmetrisch oder asymmetrisch sein, an geneigten Zweigen in der Knospenlage bezw. kurz nach Entfaltung der Knospe eine schiefe Lage zum Horizont einnehmen. Dass die einen trotzdem symmetrisch bleiben, liegt nicht an der Möglichkeit zu reagiren, sondern an der Unfähigkeit zur Reaction. Andererseits ist für gewisse Pflanzen eine klinotrope Lichtlage bei Asymmetrie der Blätter[3]) so charakteristisch, dass dieser Umstand wohl hervorgehoben zu werden verdient,

1) In vielen unserer Versuche war sie ja auch thatsächlich vorhanden.

2) Die Versuche boten ziemliche Schwierigkeiten, da, sobald nicht einseitige Beleuchtung benutzt werden konnte (z. B. im Freien), schwer zu vermeidende Drehungen der Blattstiele eintraten, ausserdem bei Befestigung der Blattstiele auf deren stetes Längenwachsthum Rücksicht genommen werden musste. Bei einigen Ahornversuchen erzielte ich selbst bei fast vertikaler Neigungsebene undeutliche Resultate, obwohl die Blätter noch erheblich an Grösse zunahmen. Bei der Rosskastanie erfolgte in einigen Fällen Reaction (die abwärts gerichtete Hälfte wurde gefördert). Störend wirkt hier allerdings häufig das Zurückschlagen der Fiedern nach hinten, wobei dann meist neben der beabsichtigten Schwerkraftwirkung eine solche des Lichtes nicht ausgeschlossen erscheint, ein Umstand, der jedoch bei einigen der positiv verlaufenden Versuche nicht in Betracht kam. Wenn übrigens Wiesner als bedingenden Factor bei der klinotropen Lichtlage neuerdings, wie es scheint, ausser der Schwerkraft das Licht u. s. w. rechnet, so ist mir dies insofern nicht recht verständlich, als ja beide Blatthälften sich in gleicher Weise senkrecht zum Licht und dementsprechend in eine Ebene stellen. Ursprünglich nahm Wiesner (1) auch nur die Schwerkraftswirkungen an.

3) Obwohl auch hier Ausnahmen nicht selten sind.

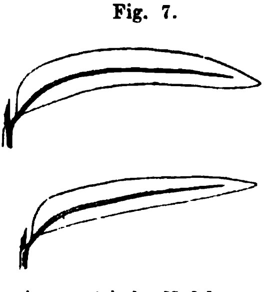
wenngleich ein directer causaler Zusammenhang nicht immer zu bestehen braucht, wie wir im Vorstehenden gezeigt zu haben glauben.

3. Die Blattasymmetrie von *Taxus baccata.*

Eine kurze Sonderbetrachtung müssen wir noch den Symmetrieverhältnissen der Blätter einer Conifere, *Taxus baccata,* widmen, die sich in Folge ihres abweichenden Verhaltens nicht gut den besprochenen Fällen einordnen liess.

Während die orthotropen Sprosse der genannten Pflanze symmetrische Nadeln aufweisen, zeigen die Blätter der plagiotropen Sprosse fast stets eine Asymmetrie, die in einer sichelförmigen Krümmung innerhalb der Spreitenebene zum Ausdruck kommt (Fig. 7). Diese ist bald auf die Basalpartie, bald auf die ganze Blattlänge vertheilt und kehrt ihre Convexseite der Sprossspitze zu. Im Gegensatz zu den früher besprochenen Pflanzen sind im allgemeinen sämmtliche Blätter asymmetrisch, die der Unterseite indessen häufig nur wenig, bisweilen sogar ganz symmetrisch[1]. In den jungen Entwickelungsstadien der Nadeln fehlt die Asymmetrie noch vollständig.

Fig. 7.



Asymmetrische Nadeln von gescheitelten Seitensprossen der Eibe *Taxus baccata.* ca. nat. Gr.

Es soll jetzt gezeigt werden, dass die Schiefblättrigkeit hauptsächlich durch das Licht bedingt wird.

Ein Einfluss der Lage des Blattes zum Mutterspross sowie zur Schwerkraftsrichtung war in keinem Falle zu erkennen. Hiermit steht in Uebereinstimmung, dass abgeschnittene, plagiotrope Taxuszweige, auf dem Klinostaten dem Einfluss der Schwerkraft und des Lichtes entzogen, nach Entfaltung der Knospen ganz symmetrische, übrigens völlig normale Blätter entwickelten. Schliesslich wurden auch ebensolche Zweige bei Lichtabschluss zum Austreiben gebracht. Bis auf das Fehlen der grünen Farbe und einer etwas schmaleren Form kamen bemerkenswerther Weise äusserlich

1) Die Blätter der Flankenseiten zeigten häufig die stärkste Asymmetrie.

ganz normale, jedoch symmetrische Blätter zur Ausbildung[1]). Diese auf einen Einfluss des Lichtes hindeutenden Erscheinungen werden noch klarer, wenn wir ein weiteres Phänomen berücksichtigen, welches die Wirksamkeit des genannten Factors näher beleuchtet.

Ich hatte Gelegenheit mehrere Pyramidentaxuspflanzen im Freien bei streng seitlicher Beleuchtung zu beobachten. Die Pflanzen hatten statt der verloren gegangenen Hauptachse eine Zahl secundärer Gipfeltriebe gebildet, die aber trotz des einseitig einfallenden Lichtes von ihrer orthotropen Richtung nicht abgewichen waren. An diesen, aber auch an allen übrigen Sprossen, fiel nun, im Gegensatz zu der sonst normalen symmetrischen Blattgestalt, eine ganz ähnliche Blattasymmetrie auf, wie wir sie oben bei der gewöhnlichen Eibe beschrieben hatten. Besonders deutlich auf den Blättern der Sprossflanken auftretend[2]) waren die concaven Seiten ursprünglich dem Licht zugekehrt, späterhin aber bei Annahme der Lichtlage schräg nach unten gerichtet.

Diese Erscheinung bildet offenbar ein Analogon zu einer Beobachtung Wiesner's (II, 48, 49), wonach an Waldesrändern Keimlinge von *Abies pectinata* sämmtliche Nadeln ihre Spitzen innerhalb der Spreitenebene dem seitlich einfallenden Licht zugekrümmt hatten. In Uebereinstimmung mit diesem Autor werden wir demnach auch bei Taxus die Blattasymmetrie als den Ausdruck einer heliotropischen Krümmung zur Annahme der Lichtlage anzusehen haben[3]).

Bei den plagiotropen Sprossen der gewöhnlichen Eibe, von der wir ausgegangen waren, haben wir hierbei zu berücksichtigen, dass die in der Knospenlage der Sprossachse schopfartig dicht an-

---

1) Die neuen Sprosse der vertikal aufrecht gestellten Zweige nahmen sofort eine horizontale Stellung ein. Ein Einfluss der Schwerkraft machte sich insofern noch bemerkbar, als die Blätter der Oberseite durch Biegen der Blattstiele auf die Sprossflanken rückten bei fast vertikaler Stellung der Spreiten. Im übrigen verliessen die Blätter ihre ursprüngliche Knospenlage nur wenig und blieben mit ihren Oberseiten der Sprossachse ziemlich dicht angedrückt.

2) Die Blätter der Vorderseite waren nur wenig asymmetrisch oder ganz symmetrisch und ein wenig nach rückwärts eingerollt.

3) Bei der im Verhältniss zur Breite nicht unerheblichen Dicke der Coniferennadeln ist eine derartige Reaction wohl verständlich. Zweifelhaft dagegen muss es erscheinen, wenn Wiesner (l. c.) sichelförmige Krümmungen der Blattspreiten von ***Campanula persicifolia*** und anderen Pflanzen auf dieselbe Ursache zurückführen will. Sachs (II, 46) giebt übrigens für ***Fritillaria*** eine ähnliche Beobachtung an.

liegenden Blätter, bevor sie die Lichtlage[1]) annehmen, sämmtlich mit Ausnahme der der Unterseite vorübergehend auf längere oder kürzere Zeit die eine Flanke dem Lichte zukehren müssen[2]). Letztere wird dann zur concaven Hälfte. Thatsächlich lässt sich auch beobachten, dass die jungen Blätter in diesen Stadien sich mit ihren Spitzen dem Licht zukrümmen[3]). Nach Annahme der fixen Lichtlage werden diese Verhältnisse undeutlich.

Mit der Orientirung der Blätter zum Licht ist demnach auch die Asymmetrie bestimmt. Für die Flankenblätter liegen natürlich diese Verhältnisse am klarsten. Für die der Oberseite dagegen, die anfänglich ja dem Licht den Rücken zukehren, ist es maassgebend, dass die frühzeitig einsetzende Drehung des Blattstieles zur Erreichung der Lichtlage stets den kürzesten Weg einschlägt und daher bei den Blättern derselben Sprosshälfte im selben Sinne erfolgt. Entsprechend wird auch dieselbe Blatthälfte dem Licht zugekehrt[4]). Im Uebrigen braucht wohl kaum hervorgehoben werden, dass die Asymmetrie eine günstigere Raumausnutzung gestattet und so der immerhin begrenzten Bewegungsfähigkeit des Blattstieles zur Hilfe kommt, was namentlich bei den gescheitelten Sprossen von Werth ist.

Neben der Blattasymmetrie tritt uns übrigens an den plagiotropen Eibensprossen auch eine deutliche Anisophyllie entgegen. Dass auch diese vom Licht im hohen Grade beeinflusst wird, zeigten die vorerwähnten einseitig beleuchteten Pyramidentaxuspflanzen. Bekanntlich hat Goebel (II, 215) einen solchen Einfluss bei *Abies* nachgewiesen, obwohl ich seinen Beobachtungen entsprechende Unterschiede in der Anisophyllie zwischen gescheitelten und ungescheitelten Sprossen der Eibe nicht nachweisen konnte. Die

---

1) Es ist dabei gleichgültig, ob diese Flächen- oder Profilstellung, d. h. gescheitelt oder ungescheitelt ist.

2) Die Blätter der Oberseite müssen erst eine Drehung von 180° ausführen, während die der Unterseite bereits sich in der Flächenstellung befinden und nur noch einer seitlichen Biegung des Blattstieles bedürfen, um in günstigen Lichtgenuss zu treten.

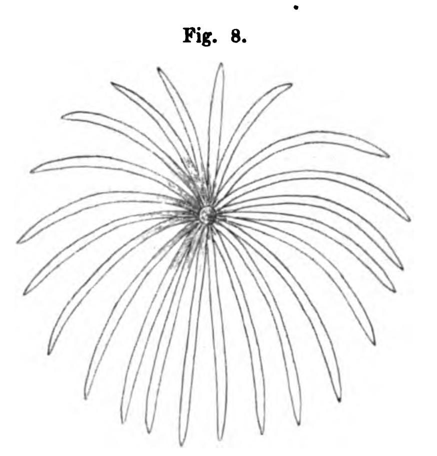
3) Die Krümmung kann sowohl in der Spreitenebene als auch senkrecht zu dieser erfolgen, wie die häufig zurückgerollte Form der Nadeln beweist.

4) Sofern eine Orthostiche genau die obere (bezw. untere) Sprosskante einnimmt, kann es vorkommen, dass die zugehörigen Blätter theils nach rechts, theils nach links sich gedreht haben und dementsprechend verschieden asymmetrisch geworden sind. Andererseits ist der Fall nicht selten, dass die jungen Blätter unter diesen Umständen gewissermassen auf einen todten Punkt gerathen sind und ihre ursprüngliche Knospenlage überhaupt nicht wesentlich verändert haben; sie sind dann vollkommen symmetrisch.

vom Lichte abgekehrten Blätter der orthotropen, aber auch aller übrigen Sprosse waren deutlich grösser[1]). Auch bei unter normalen Verhältnissen wachsenden Pyramideneiben fand ich daraufhin an den steil aufgerichteten Seitensprossen eine allerdings sehr geringe Anisophyllie, die jedoch umgekehrt als sonst angeordnet war, indem die nach innen gekehrten Blätter die anderen an Grösse übertrafen. Letzterer Umstand beweist wiederum den Einfluss des Lichtes, indem ja solche Sprosse im Gegensatz zu denen der gewöhnlichen Eibe das stärkste Licht auf der nach aussen gekehrten Unterseite empfangen, ähnlich wie dies bei der Rosskastanie erwähnt wurde. Die Wirkungsweise des Lichtes ist zum Theil dahin zu verstehen, dass die geförderten Blätter bedeutend früher ihre Lichtlage einnehmen können[2]) (vergl. Goebel II, 217).

Nachzutragen ist noch, dass in Bezug auf Blattasymmetrie ganz ähnliche Verhältnisse wie bei der Eibe an der Lärche zu constatiren sind, obwohl hier die Asymmetrie in Folge der schmalen Blattform nicht so auffällt. Auf einen etwas abweichenden, nicht näher untersuchten Fall sei noch an dem Beispiel von *Pseudolarix Kaempferi* kurz hingewiesen (Fig. 8). Betrachten wir einen ungefähr wagerechten Kurztrieb, so sehen wir die äusserst gedrängt stehenden Nadeln in Form eines Kegelmantels um die Verlängerung der Sprossachse gruppirt und mit ihren Oberseiten nach innen gekehrt. Neben einer deutlichen Anisophyllie tritt eine Asymmetrie der Nadeln hervor, welche dahin gekennzeichnet werden kann, dass die Spitzen der Nadeln sich in

Fig. 8.



Ein ca. wagerecht verlaufender Kurztrieb von *Pseudolarix Kaempferi* Gord., Blattasymmetrie und Anisophyllie veranschaulichend (in der Verlängerung der Sprossachse gesehen). Die hinteren Nadeln sind fortgelassen.

1) Ihr Längenverhältniss betrug im Durchschnitt 20,1 : 21,6, eine Zahl, welche den Verhältnissen an gewöhnlichen anisophyllen Eibensprossen nicht viel nachsteht. Vergl. Frank (I, 877).

2) In wie weit die Schwerkraft eine Anisophyllie bei *Taxus* bedingt, muss noch dahingestellt bleiben, jedenfalls gilt für die Angaben Frank's (I, 877) dasselbe, was Goebel (l. c.) über die Versuche Kny's (I) an *Abies* gesagt hat.

der Spreitenebene bezw. der Mantelfläche des erwähnten Kegels abwärts gekrümmt haben[1]). Dementsprechend ist die Asymmetrie nur auf die Flankenblätter beschränkt. Offenbar liegt hier ebenfalls eine Wirkung äusserer Factoren vor.

Schlussbemerkungen.

Ueberblicken wir noch einmal die Ergebnisse der vorstehenden Untersuchungen, so ist zunächst speciell aus dem zweiten Abschnitt das relativ häufige Vorkommen der Blattasymmetrie als ein für die Pflanze charakteristische Erscheinung hervorzuheben. In Bezug auf die Ursachen war es uns gelungen, für eine Reihe von Beispielen das gesetzmässige Eingreifen bestimmter Factoren nachzuweisen, von denen die Exotrophie als inneres, das Licht und die Schwerkraft als äussere Momente in Frage kamen; wenngleich bei der Complicirtheit des ganzen Phänomens so mancher Punkt allerdings noch offen gelassen werden musste. Eine ganz auffällige Verwandtschaft ergab sich mit der Anisophyllie, so dass es zweifelhaft erscheinen muss, ob jene (speciell laterale A.) überhaupt ohne erstere vorkommt[2]). Die Asymmetrie ist im allgemeinen stets auf die Flankenblätter plagiotroper Sprosse beschränkt, indessen lassen sich in Bezug auf Vertheilung und Anordnung der schiefgeformten Blätter an ein und derselben Pflanze zwei, wenn auch nicht ganz streng zu trennende Gruppen unterscheiden. In dem einen Falle sehen wir an dem Beispiele der Ulme, Buche, Linde u. s. w. sämmtliche Blätter asymmetrisch oder wenigstens sämmtliche Sprosse mit asymmetrischen Blättern besetzt[3]), in dem anderen Falle ist die schiefe Form nur auf Blätter der Seitenzweige beschränkt, während die orthotropen Sprosse deren entbehren. In Parallele zu ähnlichen Erscheinungen der Anisophyllie[4]) empfiehlt es sich vielleicht, das erste Beispiel als habituelle, das zweite als laterale Blattasymmetrie zu bezeichnen.

Was die Wirkungsweise der einzelnen Factoren anbelangt, so ergab sich, dass Schwerkraft und Licht schon am Vegetations-

1) Es sind die oberen Blatthälften die grösseren, also umgekehrte Grössenverhält- wie bei der Anisophyllie.

2) Dies gilt auch für die habituelle Anisophyllie.

3) Eine Ausnahme bilden bekanntlich die Primär-Blätter.

4) Uebrigens scheinen Goebel und Wiesner den Ausdruck „laterale Anisophyllie" in verschiedenem Sinne zu gebrauchen.

punkte den jungen Blattanlagen eine bestimmte Form induciren können, dass sich aber ihr Einfluss auch nach Entfaltung der Knospen deutlich geltend macht. Während im allgemeinen der Effect beider Factoren eine Förderung der nach aussen gekehrten Blatthälften darstellte, kann möglicher Weise der in seiner Wirkungsweise ziemlich mannigfaltige Einfluss des Lichtes indessen auch in abweichender Form zur Geltung kommen.

Besonderes Interesse knüpft sich an die inneren Ursachen, hauptsächlich die Exotrophie[1]), welche wir in einer neuen Erscheinungsform näher studiren konnten. Dieser Factor spielt bekanntlich sowohl bei der habituellen als auch bei der lateralen Blattasymmetrie eine Rolle, insofern jedoch mit einem gewissen Unterschiede, als er bei letzterer ziemlich leicht durch äussere Verhältnisse modificirt bezw. in seiner Wirkung aufgehoben werden kann.

Ueber das Wesen der Exotrophie, unter welchem Begriff sich, wie es mir scheint, vorläufig noch eine Reihe in Bezug auf ihre Ursachen heterogener Erscheinungen verbergen dürften, wissen wir noch recht wenig, wenngleich bereits verschiedene Erklärungsversuche vorliegen. Die ursprüngliche Ansicht Wiesner's, in Ernährungsverhältnissen die primären Ursachen dieser Erscheinung zu sehen, dürfte sich wohl als definitiv unhaltbar herausgestellt haben, wie sie schlechterdings auch nicht mit der Blattasymmetrie vereinbar ist[2]).

Eine andere, plausibel erscheinende Deutung neueren Datums rührt von Noll (I, II) her, welcher in der Exotrophie den Ausdruck eines Empfindungsvermögens für die eigene Körperform des Organismus sehen will. Müssen überhaupt erst weitere Untersuchungen die Berechtigung dieser Annahme prüfen, so steht jedenfalls aber schon jetzt für mich fest, dass auch diese Erklärung für gewisse Fälle versagt. In dieser Hinsicht möchte ich auf einige Beispiele habituell anisophyller Pflanzen wie *Goldfussia anisophylla*, *Centradenia* u. a. hinweisen.

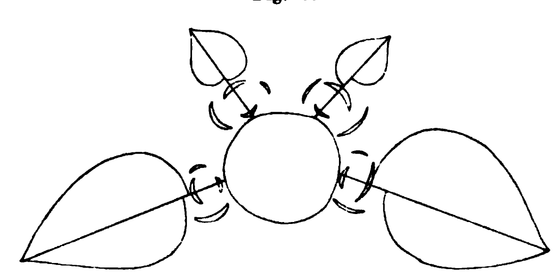
Die in decussirter Stellung befindlichen Blätter sind hier an jedem Paare ungleich gross. Ihre Orientirung ist nach Wiesner (IX, 641) derart, dass die Blätter des ersten Internodiums lateral

1) Ueber die Erscheinung der Endotrophie ist zunächst noch wenig bekannt.

2) In diesem Sinne ist auch nur der Ausdruck Exotrophie von mir benutzt worden, da er sprachlich der Weisse'schen Bezeichnung „Ektauxese" vorzuziehen ist, im übrigen aber Wiesner selbst die an ihn geknüpften Voraussetzungen nachträglich fallen gelassen zu haben scheint.

stehen und wenig verschieden sind. „Die folgenden sind aber in Folge Drehung der Internodien so gestellt, dass keines der Blattpaare und deshalb keines der Blätter mehr median steht. Der Stengel ist vierkantig, und die Mediane geht durch eine der beiden Diagonalen des Stammquerschnittes, so zwar, dass keine Blattinsertion getroffen wird. Die grossen Blätter der Blattpaare sind sämmtlich nach unten (aussen), die kleinen sämmtlich nach oben (innen), d. i. gegen die Achse des Muttersprosses gerichtet.“ Die Anisophyllie wird von Wiesner durch Exotrophie erklärt; für das erste Blattpaar als Beispiel „secundärer“ Anisophyllie soll die Exotrophie des Muttersprosses in Betracht kommen[1]).

Fig. 9.



Goldfussia glomerata (nach Goebel).
Schema der Anisophyllie und Blattasymmetrie (die ursprünglich in gekreuzten Paaren stehenden Blätter werden später in der angedeuteten Weise verschoben). Bis auf das erste Blattpaar eines jeden Seitensprosses sind die Blätter sämmtlich lateral angeordnet.

Dieselben Pflanzen bieten aber auch ein typisches Beispiel habitueller Blattasymmetrie, indem sämmtliche Blätter des ganzen Sprosssystems sich als schiefgeformt erweisen. Zweifellos beruht diese Asymmetrie ebenfalls auf „inneren“ Ursachen, wenngleich allerdings nähere Angaben hierüber fehlen. Beachtenswerth ist, dass die grösseren Blatthälften nach der Seite der kleineren Blätter, d. h. nach innen weisen (Fig. 9). Berücksichtigen wir nun, dass z. B. bei der Rosskastanie u. s. w. die durch die Exotrophie bedingte Anisophyllie nothwendiger Weise auch von einer in Bezug auf Grössenverhältnisse in gleichem Sinne orientirten Asymmetrie der Flankenblätter begleitet ist, Anisophyllie und Blattasymmetrie in diesem Falle also als gleichwerthige Ausdrucksformen desselben Wachs-

1) In geringerem Maasse kann die Anisophyllie von *Goldfussia* durch äussere Factoren beeinflusst werden (Wiesner I, 383).

thumsgesetzes angesehen werden müssen, so liegt der Widerspruch in dem Verhalten der erst genannten Pflanzen auf der Hand. Etwas anderes wäre es dagegen, wenn wir in diesem Falle mit der Möglichkeit, auf welche Goebel (II, 220) zuerst hingewiesen hat, rechnen könnten, dass nämlich die Exotrophie auf einer frühzeitigen, dauernden Induction des Vegetationspunktes durch äussere Factoren [1]) beruht, unter welchen Umständen eine ungleiche Vertheilung der Grössenverhältnisse wohl vorstellbar wäre [2]).

An dieser Stelle sei mir zum Schluss gestattet, Herrn Geh. Regierungsrath Prof. Dr. L. Kny für die liebenswürdige Bereitwilligkeit, mit welcher er mir die Hilfsmittel des botanischen Instituts der landwirthschaftlichen Hochschule zu Berlin zur Verfügung stellte, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Literatur-Verzeichniss.

M. Büsgen, Bau und Leben unserer Waldbäume. Jena 1897.

Döll, Flora des Grossherzogthums Baden, II. Band. Karlsruhe 1859.

W. Figdor, Ueber die Ursachen der Anisophyllie. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. 15, 1897.

B. Frank, Ueber die Einwirkung der Gravitation auf das Wachsthum einiger Pflanzentheile. Botan. Zeitung, Jahrg. 26, 1868.

K. Goebel, I. Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Botan. Zeitung, Jahrg. 38, 1880.

II. Organographie der Pflanzen, Th. I. Jena 1898.

G. Haberlandt, Eine botanische Tropenreise. Leipzig 1893.

G. Hinze, Ueber die Blattentfaltung bei dikotylen Holzgewächsen. Beihefte zum Botan. Centralbl., Bd. X, Heft 4/5, 1901.

W. Hofmeister, Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig 1868.

L. Kny, I. Ueber die Bedeutung der Florideen in morphologischer und histologischer Beziehung und den Einfluss der Schwerkraft auf die Coniferenblätter. Botan. Zeitung, Jahrg. 31, 1873, p. 433 u. f.

II. Ein Versuch zur Blattstellungslehre. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. 16, 1898.

F. Noll, I. Ueber den bestimmenden Einfluss von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln. Landwirthsch. Jahrb., Bd. 29, 1900.

II. Ueber die Körperform als Ursache von formativen und Orientirungsreizen. Sitzungsber. d. Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde zu Bonn, 1900.

---

1) Vielleicht kommen aber auch innere Factoren anderer Art in Frage.

2) Dies gilt ja bis zu einem gewissen Grade wahrscheinlich auch für *Pseudo-Larix* (cf. p. 49).

J. Sachs, I. Lehrbuch der Botanik, 2. Aufl. 1870.
II. „ „ „ 3. Aufl. 1873.

H. Spencer, The Principles of Biology, Vol. II 1880. Edit.: William and Norgate.

E. Stahl, I. Ueber sogenannte Compasspflanzen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch., Bd. 15, 1882.
II. Ueber den Einfluss des sonnigen und schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Ebenda, Bd. 16, 1883.

R. Wagner, Zur Anisophyllie einiger *Staphyleaceae*. Verhandl. d. k. k. zoologisch-botan. Gesellsch. in Wien, 1900, Heft 6.

A. Weisse, I. Zur Kenntniss der Anisophyllie von *Acer platanoides*. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. 13, Heft 8, 1895.
II. Ueber Veränderung der Blattstellung an aufstrebenden Axillarzweigen. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. 17, Heft 9, 1899.

J. Wiesner, I. Beobachtungen über den Einfluss der Erdschwere auf Grössen- und Formverhältnisse der Blätter. Sitzungsber. d. kaiserl. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Classe, Wien 1868, Bd. 58, Abth. I.
II. Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche, II. Th. Denkschrift d. kaiserl. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Classe, Wien 1882, Bd. 43.
III. Biologie, Wien, 1889.
IV. Untersuchungen über den Einfluss der Lage auf die Gestalt der Pflanzenorgane, I. Abth. Die Anisomorphie der Pflanze. Sitzungsber. d. kaiserl. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Classe, Wien 1892, Bd. 101, Abth. I.
V. Vorläufige Mittheilung über die Erscheinung der Exotrophie. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. X, 1892.
VI. Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiete. I. Sitzungsber. d. kaiserl. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Classe, Wien 1893, Bd. 102, Abth. I.
VII. Bemerkungen über den factischen Lichtgenuss der Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., 1894, Bd. 12.
VIII. Pflanzenphysiologische Mittheilungen aus Buitenzorg (I, II). Sitzungsber. d. kaiserl. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Classe, Wien 1894, Bd. 103, Abth. I.
IX. Pflanzenphysiologische Mittheilungen aus Buitenzorg (V). Studien über die Anisophyllie tropischer Gewächse. Sitzungsber. d. kaiserl. Akad. d. Wiss., Wien 1894, Bd. 103, Abth. I.
X. Ueber Trophien nebst Bemerkungen über Anisophyllie. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. 13, Heft 10, 1895.
XI. Beiträge zur Kenntniss des photochemischen Klimas im arktischen Gebiete. Denkschr. d. kaiserl. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Classe, Wien 1899, Bd. 67.

Wydler, Ueber asymmetrische Blätter und ihre Beziehung zur Symmetrie der Pflanze. Flora 1857.

Ueber den
Einfluss von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände in sich theilenden Pflanzenzellen.

(Zweite Mittheilung.)

Von

L. Kny.

Mit Tafel I u. II.

Im Jahre 1896 veröffentlichte ich in den Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft (XIV., p. 378) die Ergebnisse von Versuchen, welche zu dem Zwecke unternommen waren, die Orientirung der Kerntheilungsfigur und damit die der Scheidewand willkürlich dadurch zu bestimmen, dass ich durch Zug oder Druck dem vorhergehenden intensivsten Wachsthum eine bestimmte Richtung aufnöthigte.

Die an drei sehr verschiedenartigen Objecten (Wundperiderm der Kartoffelknollen, Wurzeln von *Vicia Faba*, keimenden Equisetum-Sporen) erhaltenen, im wesentlichen übereinstimmenden Resultate machten es sehr wahrscheinlich, dass auch die Richtung der im natürlichen Verlaufe der Pflanzenentwickelung stattfindenden Zelltheilungen durch Zug- und Druckkräfte in erheblichem Maasse beeinflusst wird. Das Bestehen von Gewebespannungen an Organen, welche ihre Zelltheilungen noch nicht abgeschlossen haben, ist durch Hofmeister und seine Nachfolger für eine grosse Reihe von Fällen bekannt geworden; ihre Bedeutung für das Wachsthum und die Theilungen der Zellen konnte aufmerksamen Beobachtern nicht entgangen sein. Es schien mir deshalb von grossem Interesse, die Literatur nach dieser Richtung zu mustern und die Aeusserungen auf botanischem Gebiete, welche der ersten experimentellen Behandlung der Frage vorangegangen waren, zusammenzustellen. Diesen früheren Arbeiten sollen einige

spätere angereiht werden, welche auf die Ergebnisse meiner Versuche z. Th. ablehnend, z. Th. zustimmend Bezug nehmen.

Der zweite Theil dieser Abhandlung wird die Ergebnisse einiger neuerdings von mir angestellten Beobachtungen und Versuche enthalten.

I. Literatur-Uebersicht.

Dass die Zellen eines in Bildung begriffenen Wundgewebes zu Reihen angeordnet sind, welche im Grossen und Ganzen senkrecht zur Ebene der Wundfläche stehen, hatte schon H. von Mohl[1]) erkannt. Derselbe sah diese Reihen da, wo ein räumliches Bedürfniss dafür vorhanden war, durch Anlegung von Scheidewänden in der Fortbildungsschicht sich verdoppeln, welche zu den letztentstandenen schief oder senkrecht gerichtet waren.

H. Crüger[2]) beschreibt, wie an Blattstecklingen von *Sanseviera* in den saftigen grossen Parenchymzellen zahlreiche zarte Scheidewände parallel der Wundfläche auftreten. In unmittelbarer Nachbarschaft von Leitbündeln reichen diese Wände tiefer in das Innere des Gewebes hinein und stellen sich parallel zur Oberfläche des Bündels.

W. Hofmeister[3]) spricht den wichtigen Satz aus: „Die Stellung der neu entstehenden Scheidewand ist durch das vorausgegangene Wachsthum der Zelle genau bestimmt; die theilende Wand steht ausnahmslos senkrecht zur Richtung des stärksten vorausgegangenen Wachsthums der Zelle. Wohlgemerkt, nicht senkrecht zum grössten Durchmesser der Zelle, der mit der Richtung des stärksten Wachsthums nicht zusammenzufallen braucht und in sehr vielen Fällen in der That auch nicht mit ihr zusammenfällt."

R. Stoll[4]) führt auf p. 765 die Bildung der Thyllen auf „mechanische Wachsthumsverhältnisse" zurück. „Es dehnen sich bei einseitigem Drucke die Zellen dahin aus, wo kein Gegendruck

1) Ueber den Vernarbungsprocess bei der Pflanze (Botan. Zeitung, 1849, p. 641 ff.).

2) Einiges über die Gewebsveränderungen bei der Fortpflanzung durch Stecklinge (Botan. Zeitung 1860, p. 369).

3) Zusätze und Berichtigungen zu den 1851 veröffentlichten Untersuchungen der Entwickelung höherer Kryptogamen (Jahrb. f. wiss. Botan., III (1862), p. 272. Vergl. auch Hofmeister, Die Pflanzenzelle, 1867, p. 127—132, bes. p. 129.

4) Ueber die Bildung des Callus bei Stecklingen (Botan. Zeitung 1874, p. 737).

stattfindet.“ Auf p. 789 heisst es: „Das Verhältniss der Formbeeinflussung der Zellen durch Nachbarzellen tritt bei den über die Schnittfläche der Stecklinge hervortretenden einzelnen Zellen in sehr klarer und bestimmter Weise hervor. — Beim Herauswölben aus dem angrenzenden Gewebe dehnt sich die Zelle durch ihren Turgor in der Richtung der Querachse stärker aus. Sobald aber neben ihr durch Theilung aus dem alten Gewebe eine neue Zelle auftritt, ist dadurch in dieser Richtung ihr Wachsthum beschränkt und sie dehnt sich jetzt nur nach der freibleibenden Seite aus. Treten nun durch fortgesetzte Theilungen immer mehr neue Zellenreihen auf, so werden die von allen Seiten begrenzten Zellen nur nach der Richtung sich ausdehnen, die dem Turgor den wenigsten Widerstand entgegensetzen, und dies ist an der Peripherie des Callusgewebes der Fall.“

Die Beziehung zwischen der Richtung der Theilungswände und der Richtung des vorhergegangenen Druckes, welcher für die Wachsthumsrichtung bestimmend war, ist von Stoll nicht in bestimmter Weise hervorgehoben, obschon auch er die Reihung der Zellen im Callus mehrfach beschreibt und abbildet. Bei *Tradescantia* sah er die Zellreihen wie Algenfäden herabhängen und sich gabelig theilen (p. 790).

A. de Bary hebt auf p. 550 seiner „Vergleichenden Anatomie der Vegetationsorgane“ (1877) hervor, dass bei manchen Pflanzen, (z. B. *Viscum*, *Ilex*, *Aristolochia*) die Epidermis nicht frühzeitig durch Peridermbildung abgestossen wird, sondern sich im Maximum bis über 40 Jahre *(Acer striatum)* erhält und dem Dickenwachsthum des Stammes durch Tangentialwachsthum folgt. Den früheren Scheidewänden fügen sich neue ein, welche senkrecht zur Oberfläche und zum Breitendurchmesser stehen. In gleichem Sinne finden Wachsthum und Theilungen im „Dilatationsparenchym“ statt (p. 553).

Westermaier kommt in seiner Untersuchung „Ueber die Wachsthumsintensität der Scheitelzelle und der jüngsten Segmente“[1]) am Schlusse zu dem Ergebnisse, „dass die schliessliche Lage der Wände und die endgültige Anordnung der Zellen öfters durch mechanische Einflüsse mitbedingt ist“.

C. Eug. Bertrand[2]) formulirt sein „Gesetz der freien Oberflächen“ mit folgenden Worten:

1) Jahrb. f. wiss. Botan., XII, 1879—1881, p. 439.

2) Loi des surfaces libres (Bulletin de la Soc. botan. de France, XXXI (1884), p. 3).

Lorsque des productions secondaires tardives se forment dans un organe, elles sont toujours dues à l'activité d'une zone génératrice à cloisonnements tangentiels dépendante d'une surface libre naturelle ou accidentelle, réelle ou virtuelle. Par surface libre dans la plante j'entends: 1° la surface du corps de la plante; 2° la surface limite de ses cavités intérieures, lacunes, déchirures, méats, et plus généralement de toute solution de continuité de ses tissus, qu'elle soit naturelle ou accidentelle, qu'elle soit ou non en communication avec l'air extérieur; 3° par extension[1]), la surface limite d'un tissu modifié ou écrasé, la surface d'une cellule cristallogène, celle d'un sclérite ou d'un vaisseau plein d'air, de gomme ou de résine, une paroi cuticularisée, et plus généralement la surface de tout tissu, fût-il réduit à une seule cellule, à une paroi cellulaire, où la vie se ralentit, ne serait-ce même que temporairement, alors que les tissus voisin continuent à être très actifs. On sait depuis longtemps que, lors que des éléments où la vie est ralentie ou éteinte sont en contact avec un tissu où la vie est très active, ces derniers tendent à s'isoler des premiers, il s'établit entre les deux tissus une zone génératrice qui entoure les éléments où la vie s'éteint, qui les isole et les sépare; ce sont ces zones isolantes qui donnent naissance aux produits secondaires tardifs.“ . . . Dieser Gedanke wird vom Verf. im einzelnen weiter verfolgt und durch Beispiele belegt, ohne dass indess der Einfluss von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände berührt wird.

Auch die an die Bertrand'sche Abhandlung sich anschliessende Arbeit von O. Lignier[2]) steht nicht, wie es nach dem Citate von O. Tchouproff[3]) erscheinen könnte, in Beziehung zu dem uns hier beschäftigenden Thema.

Robert Hoffmann[4]) stellte Zweige verschiedener Holzgewächse in Wasser. „Diejenigen, bei welchen sich die Cambiumzellen an der in Wasser befindlichen Schnittfläche überhaupt getheilt hatten, zeigten an dieser Stelle immer ein Wachsthum der

1) Ce sont ces dernières que j'ai en vue, lorsqu'on parle de surfaces libres virtuelles.

2) Contributions à la Nomenclature des Tissus secondaires (Bulletin de la Soc. Linnienne de Normandie 4e sér., 9me vol., 1er fasc.).

3) Etudes sur les causes qui determinent le fractionnement du bois axial chez Mendoncia Schomburgkiana Nees (Bull. de l'Herbier Boissier vol. V, No. 5, 1897, p. 362).

4) Untersuchungen über die Wirkung mechanischer Kräfte auf die Theilung, Anordnung und Ausbildung der Zellen beim Aufbau des Stammes der Laub- und Nadelhölzer (Inaugural-Dissertation 1885).

Cambiumzellen nach denjenigen Richtungen, von welchen sie keinem oder dem geringsten Drucke ausgesetzt waren, d. h. es entstand ein runder Wulst längs des Cambiumringes, dessen Querschnitt (senkrecht zur Schnittfläche des Zweiges) ein Halbkreis war und dessen Zellreihen in diesem Kreise radial verliefen." . . . . „Dass die Zellen nach derjenigen Richtung wachsen, von welcher dem Wachsthum kein oder der geringste Druck entgegensteht, bestätigt sich durch Beobachtung eines durch die Cambiumschicht geführten Tangentialschnittes eines absichtlich schräg abgeschnittenen Zweiges. Während nämlich die Cambiumzellreihen im Stamme diesem parallel laufen, so verlaufen diejenigen, welche den sog. Callus bilden, senkrecht zur Schnittfläche des Zweiges[1]).

Am Schlusse stellt Verf. seine Resultate wie folgt zusammen[2]):

„Wir sehen, dass ein einseitiger, starker, positiver Druck auf die Cambiumzellen eine Verzögerung der Theilungen, ja sogar eine Sistirung des Wachsthums in der Richtung gegen diesen Druck herbeiführen kann." „Wirkt der Druck auf die sich theilenden Zellen, so weichen die sich bildenden Zellreihen dem Drucke entsprechend von ihrem normalen Verlaufe ab. Die Markstrahlen nehmen unter einseitigem, dem Dickenwachsthum proportional wachsendem Drucke nahezu einen Verlauf in logarithmischen Linien an."

„Unter einem Rindendrucke, der so bedeutend verringert worden ist, dass er nicht nur verschwunden, sondern sogar negativ geworden ist (wie dies über Einsenkungen der Stammoberfläche bei gleichmässiger Rindenspannung der Fall ist), scheinen die Zelltheilungen häufiger zu geschehen, wie unter normalem Rindendrucke (von etwa $1/2$ Atmosphäre); wir sahen nämlich junge Stämme, die fast immer mehr oder weniger eckig sind, sobald die Rinde eine gewisse Dicke erlangt hat, durch stärkeres Wachsthum an den eingesenkten Stellen allmählich kreisrund werden; die Kreisform des Querschnittes entspricht dem Gleichgewicht der beim Stammwachsthum wirkenden Kräfte."

„Auch bei Verwundungen der Stämme ist der normale Rindendruck, der auf dem Cambium ruht, entfernt. Dieser Druckverminderung und dem sog. Wachsthumsreiz an der Wundstelle

---

1) l. c., p. 13.
2) l. c., p. 23.

entspricht ein stärkeres Wachsthum des Stammes in der Nähe der Wunde."

„Die Zelltheilung an Wundrändern liefert anfangs nur isodiametrische Holzzellen, und erst, wenn die normalen Verhältnisse sich wiederherstellen, wird auch die Form der Zellen wieder die normale. Die Betrachtung der Wundrandüberwallungen und des Callus zeigte, dass jede Cambiumzelle nach jeder Richtung hin nicht nur wachsen und sich theilen kann, sondern auch je nach den Umständen nach jeder Richtung hin Holz- oder Rindenzellen aus sich hervorgehen lassen kann."

Nach C. Müller[1]) sind die Randpartieen der gezähnten Equisetum-Scheiden aus Zellen aufgebaut, welche die Scheitel zweier benachbarter Blattzähne durch die Commissur-Mediane hindurch in Kettenlinien verbinden. Die Zellen sind in der Richtung dieser Kettenlinien überwiegend gestreckt. Diese Anordnung wird nach dem Verf. durch starkes actives Wachsthum der Blattspitzen verursacht, mit welchen die an den Buchten liegenden Meristemzellen nur in geringem Maasse Schritt halten. Letztere unterliegen also einem Zuge. Die vom Verf. ausgeführte optische Prüfung der Membranen gab demselben eine Bestätigung seiner auf entwickelungsgeschichtlichem Wege gewonnenen Resultate.

Martin Köppen[2]) beschäftigt sich an verschiedenen Stellen seiner Abhandlung mit dem Einfluss, welchen Zug und Druck auf die Zuwachsgrösse im Holze und in der Rinde der Laubbäume haben; ein directer Einfluss der Druckkräfte auf die Richtung der Theilungswände ist von ihm aber nicht in Betracht gezogen. Auf p. 23 heisst es: „Druck und Zug können direct oder indirect auf die Zellen einwirken: direct, indem sie sie nach Lage und Gestalt verändern, ähnlich wie jede todte, mit Flüssigkeit angefüllte Blase von ihnen verändert wird; indirect oder als Reiz, indem in ihr Erscheinungen geweckt werden, die wir als Aeusserungen

---

1) Ueber den Bau der Commissuren der Equisetenscheiden (Jahrb. f. wiss. Botan., XIX, 1888, p. 497). Die Resultate der C. Müller'schen Untersuchung sind später von Schwendener (Zur Doppelbrechung vegetabilischer Objecte. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. in Berlin, März 1889, p. 243) aus optischen Gründen und von Schellenberg (Zur Entwickelungsgeschichte der Equisetenscheiden. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., XIII, 1895, p. 165 ff.) aus entwickelungsgeschichtlichen Gründen angefochten worden.

2) Ueber das Verhalten der Rinde unserer Laubbäume während der Thätigkeit des Verdickungsringes (Nova Acta etc., LIII., 1889).

des Lebens der Zelle, als Wachsthum und Vermehrung bezeichnen."

Bei den unter radialem Drucke und tangentialem Zuge erfolgenden Zellbildungsvorgängen in der secundären Rinde der Holzgewächse unterscheidet Verf. zwei Typen. Bei dem einen vergrössern und vermehren sich allein die Zellen der Markstrahlen; bei dem anderen treten andere parenchymatische Zellen an ihre Stelle. Die nähere Besprechung der bei *Tilia* beobachteten Verhältnisse veranlasst den Verf. zu folgender Bemerkung: „Die Richtung des Zuges, unter dessen Einflusse die Zellen wachsen, ist tangential; daraus ergiebt sich, dass die Zellen, die durch Theilung einer sich bilden, in gerader Linie senkrecht zum Radius angeordnet sind[1])." . . .

Hätte Verf. auf die Richtung der Theilungswände und nicht auf die Richtung der Reihen das Hauptgewicht gelegt, so würde hier zum ersten Male die Abhängigkeit der Richtung der Theilungswände vom Zuge für einen Specialfall klar ausgesprochen sein.

H. Schenk[2]), unter dessen sorgfältig gezeichneten Figuren sich einige befinden, welche eine deutliche Reihung der Zellen in dem bei der Sprengung des Holzkörpers gebildeten Dilatationsparenchym zeigen, hebt in seiner späteren Abhandlung[3]) wiederholt hervor, dass das Dilatationsgewebe theils durch Auswachsen und Theilung von lebensfähigen Zellen an Ort und Stelle entsteht, dass die Initialen desselben aber auch aus dem Marke, dem Cambium oder aus einem anderen benachbarten Gewebe herstammen können. Ihr Eindringen ist nach dem Verf. mechanisch nur so möglich, „dass zunächst durch innere Gewebespannungen im axialen Holzringe eine schmale Kluft entsteht, in welche die Zellen activ hineinwachsen[4])". Instructiv in dieser Beziehung ist besonders Fig. 4 auf Taf. 20, die sich auf *Mendoncia Velloziana* bezieht. Reihung der Dilatationszellen zeigen deutlich die Figg. 6 und 7 auf Taf. 20 (— bei letzterer ist durch den Zug eine Markstrahlzelle abgesprengt —) und Fig. 10 auf Taf. 21[5]).

---

1) l. c., p. 28.

2) Beiträge zur Anatomie der Lianen, in A. F. W. Schimper's Botanischen Mittheilungen aus den Tropen, V, 1893.

3) Ueber die Zerklüftungsvorgänge in anormalen Lianen-Stämmen (Jahrb. f. wiss. Botan., XXVII., 1895, p. 581).

4) l. c., p. 596.

5) Vergl. hiermit O. Warburg in den Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., 1893, Figg. 2 und 3 auf p. 434 und 437.

R. Hartig[1]) sagt: „Bei allen Bäumen, welche dem Westwinde exponirt sind, tritt Excentricität der Jahresringe ein, und zwar erzeugt der Baum auf der Ostseite breite Ringe, selbst dann, wenn auf dieser Seite fast keine Aeste sich befinden. Der Druck des Windes übt einen Reiz auf das Plasma der Cambiumschicht aus, welche in zweckentsprechender Weise durch gesteigertes Wachsthum und durch Dickwandigkeit der Organe auf diesen Reiz reagirt."

Derselbe Forscher sagt[2]) bei Besprechung des Dickenwachsthums eines einseitig freigestellten Baumes: „Dieser Reiz kann aber nur der Druck sein, der dadurch entsteht, dass der Wind den Baum nach Osten hinüberbiegt, wodurch die auf der Ostseite liegenden Cambiumzellen angeregt werden, sowohl zu lebhafterer Zelltheilung, als auch zu besserer Ernährung."

A. Cieslar[3]) stellte auf Veranlassung von Wiesner Biegungsversuche mit vier jungen Fichten an. Die Biegungsstellen befanden sich 56—70 cm über dem Boden. Der obere Theil war in horizontaler Stellung festgebunden und setzte in dieser Lage während zweier Jahre sein Dickenwachsthum fort. Als Resultat ergab sich, dass, nachdem die bisherigen Jahresringe allseitig annähernd gleichen Durchmesser gehabt hatten, die neu angelegten an der Druckseite im Dickenwachsthume gefördert waren.

Die vorstehende Zusammenstellung, in welcher alle auf unser Thema bezüglichen, vor meiner Eingangs bezeichneten Mittheilung erschienenen Arbeiten, soweit mir dieselben bekannt geworden sind, erwähnt sind, zeigt, dass die Beziehungen, welche zwischen dem durch Zug resp. Druck verursachten Wachsthum und der Richtung der unter seinem Einflusse entstehenden Theilungswände bestehen, von einzelnen früheren Forschern mehr oder weniger deutlich herausgefühlt worden sind, ohne doch mit voller Bestimmtheit ausgesprochen worden zu sein. Den deutlichsten Ausdruck hat ihnen Köppen (siehe oben, p. 61) gegeben; doch legt er das Hauptgewicht auf die Richtung der Zellreihen, nicht auf die Richtung und den Parallelismus der Theilungswände, und Beides braucht, wie die Protonemata der Laubmoose zeigen, nicht nothwendiger Weise Hand in Hand zu gehen.

1) Wachsthumsuntersuchungen an Fichten (Forst.-naturwiss. Zeitschr., V, 1896, p. 40).
2) Das Rothholz der Fichte (Forstl.-naturw. Zeitschr., V, 1896, p. 103).
3) Das Rothholz der Fichte (Centralbl. f. d. ges. Forstwesen, 1896, p. 149 ff.).

Bei den ersten Versuchen, die ich anstellte, war es mir vor Allem darum zu thun, Objecte ausfindig zu machen, deren Zellen keine durch den Entwickelungsgang streng vorgeschriebene oder stark bevorzugte Theilungsrichtung besitzen, welche sich vielmehr in dieser Beziehung indifferent verhalten. Die am leichtesten erreichbaren waren die unterhalb der Wundflächen verletzter Kartoffelknollen entstehenden Wundgewebe und keimende Equisetum-Sporen. In beiden Fällen entsprach der Erfolg der Voraussetzung. Die neu entstehenden Scheidewände stellten sich in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle in die Richtung der thätigen Druckkräfte und senkrecht zu den Zugkräften. Auch bei Keimwurzeln von *Vicia Faba*, welche gezwungen wurden, zwischen convergirenden Glasplatten zu wachsen, trat, obschon die Verhältnisse hier schon complicirter lagen, die Beeinflussung der Theilungsrichtung durch den Seitendruck deutlich hervor.

An diesen Resultaten übte J. Massart[1]) auf Grund unzureichender Untersuchung Kritik. Er meint, dass die antikline Richtung der Theilungswände an den dem Zuge unterworfenen Scheiben von Kartoffelknollen wahrscheinlich durch kleine Spalten verursacht sei, denen sich die neu enstandenen Wände parallel gerichtet hätten. Wenn Verf. meine Versuche wiederholt hätte, was er offenbar nicht gethan hat, so würde er gefunden haben, dass selbst der kleinste Spalt unter den beschriebenen Verhältnissen zu sofortiger Zerreissung führt. Dies ist der Grund, weshalb so viele Versuche missglücken, wenn man dem Maximum der zulässigen Belastung sich nähert. Uebrigens giebt die nach Schluss des Versuches stattfindende mikroskopische Untersuchung, welche ich, wie angegeben, stets vorgenommen hatte, sicheren Aufschluss darüber, ob das dem Zuge unterworfene Gewebe unversehrt oder von Spalten durchsetzt war. Massart meint, dass die Kerntheilungen in dem Wundgewebe der Kartoffel wahrscheinlich ebenso, wie in einigen anderen von ihm untersuchten Fällen, eine directe gewesen sei, dass also die Ergebnisse meiner Versuche nichts über die Wirkung von Zug und Druck auf die Orientirung der karyokinetischen Figuren aussagen können. Dieser Einwurf ist, wie aus dem Folgenden ersichtlich ist, inzwischen durch Němec widerlegt worden.

1) La cicatrisation chez les végétaux (Extrait du tome, LVII des Mém. couronnés et autres Mém. publiés par l'Acad. royale de Belgique, 1898, p. 37).

Olga Tchouproff[1]) beschreibt die Zerklüftungsvorgänge im Holzkörper von *Mendoncia Schomburgkiana* und die Entwickelung des von aussen und von innen in die Lücken sich einschiebenden Füllgewebes. Die Verf. sagt (p. 364), dass die von ihr beobachten Thatsachen meine Auffassung auf das beste bestätigen.

E. Schwabach[2]) untersuchte die Sprengung des mechanischen Ringes im Stamme von vier *Aristolochia*-Arten, von *Paullinia Cupana, Akebia quinata* und *Chasmanthera nervosa.* Das Eindringen zartwandiger Parenchymzellen kann sowohl vom Aussenrande, als vom Innenrande des Ringes her erfolgen. Es geschieht so rasch, dass niemals eine Sprengungsstelle beobachtet wurde, welche nicht mit meristematischem Gewebe erfüllt gewesen wäre. Ob den eindringenden Keilen bei der Zersprengung des mechanischen Ringes eine active Rolle zukomme, lässt Verf. bei *Aristolochia Sipho* dahingestellt[3]). Im Schluss-Résumé[4]) ist aber von der Erweiterung der Lücken durch den Turgor der eindringenden Parenchymzellen die Rede. Der Einfluss eines Zuges auf die Anlegung von Radialwänden und die tangentiale Reihung der Zellen (— vergl. besonders Fig. 12 auf Taf. V —) ist nicht ins Auge gefasst.

H. Vöchting beschreibt[5]) die schon von Morot gesehene, aber nicht näher verfolgte Sprengung des mechanischen Ringes im windenden Stengel von *Boussingaultia baselloides.* Er sah die angrenzenden zartwandigen Zellen in die Rissstellen eindringen, mit den sich treffenden Wandtheilen verwachsen und die sich vergrössernden Lücken vollständig ausfüllen. Ein actives Auseinanderdrängen der Bastzellen durch die Füllzellen, wie E. Schwabach solches als möglich ins Auge gefasst hatte, wird vom Verf. nicht in Betracht gezogen. Bei Besprechung des Dickenwachsthums der Rinde in den Knollen heisst es[6]): „Die ersten Wände sind, der tangentialen Ausdehnung entsprechend, radial gerichtet, und dies gilt auch für die überwiegende Mehrzahl der später auftretenden.“

---

1) Etudes sur les causes qui déterminent le fractionnement du bois axial chez Mendoncia Schomburgkiana Nees et sur l'origine et le développement des tissus cicatrisants (Bull. de l'Herbier Boissier, V, 1897, p. 326).

2) Ueber die Vorgänge bei der Sprengung des mechanischen Ringes bei einigen Lianen (Botan. Centralbl., 76., 1898, p. 353 ff.).

3) p. 355.

4) p. 360.

5) Zur Physiologie der Knollengewächse (Jahrb. f. wiss. Botan., XXXIV., 1899, p. 42).

6) p. 46.

H. Devaux[1]) beschreibt bei einer grösseren Zahl von Holzgewächsen das in Folge der Verdickung des Holzkörpers eintretende tangentiale Wachsthum und die Zelltheilungen in den am Pericykel und weiter auswärts gelegenen Rindengeweben. Auch erweitert er die Zahl der näher untersuchten Fälle von Sprengung des mechanischen Ringes und dessen Vervollständigung durch seitwärts eindringendes, sich theilendes Gewebe. Er spricht dabei wiederholt von radialer bezw. tangentialer Richtung der sich neu einschiebenden Zellwände, ohne diese Richtung mit derjenigen des Zuges in ursächliche Beziehung zu bringen.

Frank Schwarz[2]) misst, indem er sich auf zahlreiche eigene Untersuchungen stützt und sich auf die Erfahrungen und Versuche Anderer (z. B. Cieslar's) bezieht, dem longitudinalen Drucke einen hervorragenden Einfluss auf das Dickenwachsthum der Stämme und Aeste der Coniferen bei[3]). In diesem Sinne deutet er[4]) auch das Resultat eines älteren Versuches von Knight, welcher ein Apfelbäumchen so befestigt hatte, dass es vom Winde nur in einer von Nord nach Süd gerichteten Ebene bewegt werden konnte, und später in diesen Richtungen die grösste Förderung des Dickenwachsthums feststellte. Verf. beschränkt sich bei seinen Untersuchungen und Darlegungen auf das Holz der Coniferen, speciell auf das von *Pinus silvestris*. Den Versuch, die Ursachen der Verschiedenheit in der Förderung des Dickenwachsthums horizontaler Zweige bei Coniferen und anderen Holzgewächsen, z. B. Linden, zu erklären, hat er nicht unternommen.

E. Küster[5]) beschreibt auf p. 828 an der Innenwand der Schwimmblasen von *Cystoseira*-Arten Zellen, welche in Folge eines bei der Entwickelung auf sie ausgeübten Zuges stark in die Länge gewachsen waren und flaschen- oder retortenförmige Gestalt angenommen hatten. In der Mitte des stark verschmälerten Isthmus befand sich eine vor Kurzem entstandene Querwand. Aehnliche Zellen wurden auch an cylindrischen Thallusgliedern von Florideen (z. B. *Chylocladia mediterranea*) beobachtet.

1) Accroissement tangentiel des tissus situés à l'extérieur du cambium (Mém. de la Soc. des sc. physiques et naturelles de Bordeaux, Vme sér., t. V, 1899, p. 47 ff.

2) Physiologische Untersuchungen über Dickenwachsthum und Holzqualität von *Pinus silvestris* (Berlin, 1899).

3) l. c., p. 161 ff.

4) l. c., p. 174.

5) Ueber Gewebespannungen und passives Wachsthum bei Meeresalgen (Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss., XLII, 1899, p. 819 ff.

B. Němec[1]) bestätigt die Resultate meiner an Kartoffelknollen angestellten Versuche in voller Ausdehnung. Bei den Zelltheilungen in den einem Zuge ausgesetzten Scheiben von Kartoffelknollen waren 75—85 % der neu entstandenen Theilungswände antiklin gerichtet. Verf. stellte fest, dass — wie ich vorausgesetzt hatte — die stattfindenden Kerntheilungen indirecte seien, und dass schon die achromatischen Figuren, welche dieselben vorbereiten, sich senkrecht zur Richtung der sich bildenden Theilungswand orientiren[2]). Er gelangte zu dem Resultate, „dass mechanische Momente nicht erst durch die primäre Beeinflussung der Wachsthumsrichtung secundär auch die Stellung der Theilungsfigur bestimmen, sondern dass dies durch eine directe Beeinflussung des Protoplasten durch mechanische Momente geschieht[3])".

In einer anderen Abhandlung[4]) sagt derselbe Forscher auf p. 322, dass in den Wurzeltaschen der sich entwickelnden Nebenwurzeln von *Cucurbita Pepo* „die Figuren sich durchweg gegen die Richtung des Druckes stellten". Dieser Ausdruck könnte für sich allein verschiedene Deutung zulassen; doch soll nach dem Zusammenhange damit die Zustimmung zu meinen Resultaten ausgedrückt sein. Für die Form und Lage der Figur sind nach dem Verf. auch die räumlichen Verhältnisse der sich theilenden Zelle maassgebend[5]).

II. Eigene Untersuchungen.

Trotz der Bestätigung, welche meine früheren Versuche durch Němec erfahren haben, erschien mir eine Nachprüfung derselben an anderen Objecten nicht überflüssig; denn Zug und Druck spielen im Laufe der Entwickelung bei allen, besonders aber bei den höher organisirten Gewächsen eine wichtige Rolle. Es liess sich erwarten, dass manche Eigenthümlichkeit in der Anordnung der Gewebezellen durch die während des Aufbaues thätigen Zug- und Druckkräfte ihre Erklärung finden werde.

---

1) Ueber Kern- und Zelltheilung bei *Solanum tuberosum* (Flora, 86, 1899, p. 216 und 220 ff.).

2) l. c., p. 216.

3) l. c., p. 226.

4) Ueber die karyokinetische Kerntheilung in der Wurzelspitze von *Allium Cepa* (Jahrb. f. wiss. Botan., XXXIII, 1899, p. 313).

5) l. c., p. 322—324.

Als einfachste, weil einzellige Objecte empfehlen sich durch ihren verhältnissmässig grossen Umfang und durch den Mangel einer scharf ausgesprochenen Polarität die Sporen der Fucaceen, Osmundaceen und Equisetaceen.

Bei den befruchteten Eiern mehrerer Fucaceen (*Ascophyllum nodosum*, Arten von *Fucus*) war Kolderup Rosenvinge[1]) durch Versuche zu dem Resultate gelangt, dass die Schwerkraft und der Contact eines festen Körpers für die Richtung der ersten Theilungswand belanglos seien, dass aber das Licht, — wenn auch nicht durchgehends, so doch in vielen Fällen, — eine auf seine Einfallsrichtung senkrechte Stellung der ersten Scheidewand bedingt. Die der Lichtquelle zugekehrte Zelle werde zur Mutterzelle der Sprossachse, die von ihr abgekehrte lasse ein oder mehrere Rhizoiden hervortreten. Kulturen, welche von der Unterseite her beleuchtet waren, ergaben in letzterer Beziehung freilich entgegengesetzte Resultate. Für ausschlaggebend hält Rosenvinge den Zutritt freien Sauerstoffes. An der Seite, wo derselbe in grösserer Menge zur Verfügung steht, werde die Sprossachse angelegt; an der entgegengesetzten Seite entstehen die Rhizoïden. Beide werden durch die erste Wand getrennt (p. 61). *Pelvetia canaliculata* ergab bei den Versuchen über den Einfluss des Lichtes positivere Ergebnisse (p. 125).

Die Versuche, welche Farmer und Williams[2]) angestellt hatten, um die Wirkung des Lichtes auf die Stellung der ersten Theilungswände bei Fucaceen-Sporen zu prüfen, führten kaum zu schärferen Ergebnissen.

Hans Winkler[3]) macht darauf aufmerksam, dass die besonders bezüglich der Lichtwirkung sehr schwankenden Resultate von Rosenvinge darin ihre Erklärung finden, dass die Keimlinge nicht auf ihrem Substrate befestigt waren und im Laufe der Entwickelung ihre Stellung verändern konnten. Bei eigenen Untersuchungen, welche an den Eiern von *Cystosira barbata* angestellt wurden, ergab sich, dass nicht nur die Schwerkraft und der Contact eines festen Körpers, sondern auch die Verschiedenheit im

1) Influence des agents extérieurs sur l'organisation polaire et dorsiventrale des plantes (Revue générale de botanique, I, 1889, p. 53 ff.).

2) Contributions to our Knowledge of the *Fucaceae*, their Life-History and Cytology (Philos. Transactions of the Royal Society, Series B., vol. 190, 1898, p. 623 ff.

3) Ueber den Einfluss äusserer Factoren auf die Theilung der Eier von *Cystosira barbata* (Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., XVIII, 1900, p. 297 ff.).

Zuflusse des Sauerstoffes ohne Bedeutung sei, dass aber das Licht sehr entschieden richtend auf die erste Theilung einwirke.

Ich hatte schon zur Zeit, als ich die Untersuchung an Equisetum-Sporen ausführte, die befruchteten Eier der Fucaceen als vermuthlich sehr günstige Objecte ins Auge gefasst[1]). Auf mein Ansuchen hatte Herr Dr. Kuckuck im Jahre 1900 die Güte gehabt, mir frische Pflanzen von *Fucus serratus* in ausgezeichnetem Entwickelungszustande im zeitigen Frühjahr, also in günstiger Jahreszeit, zu senden. Leider waren der Transport und der Aufenthalt auf dem Steueramte ihnen verhängnissvoll geworden. Eier und Spermatozoïden traten nicht mehr in normaler Weise aus ihren Mutterzellen hervor.

Da ich unter diesen Umständen wenig Aussicht hatte, die Versuche mit *Fucus* im Binnenlande ausführen zu können, und da ich im letzten Sommer durch äussere Verhältnisse an einem Aufenthalte an der Meeresküste behindert war, nahm ich es mit Dank an, als Herr Dr. M. Nordhausen, gegenwärtig Assistent am botanischen Institute in Kiel, sich auf meine Anfrage gern bereit erklärte, eine Reihe von Versuchen im Frühjahr 1901 für mich auszuführen.

Zunächst stellte derselbe an Eiern von *Fucus vesiculosus*, welche auf mit Agar-Agar bedeckten Glasplatten ausgesät und einseitig beleuchtet waren, fest, dass die Richtung der einfallenden Lichtstrahlen ganz im Sinne der Winkler'schen Resultate für die Richtung der ersten Theilungswand und für den Ort der Anlage des ersten Rhizoïdes entscheidend ist. Letzteres kann, wie schon Thuret und Bornet fanden, sich ausnahmsweise schon vor der ersten Theilung hervorstülpen (vergl. unsere Fig. 1, Taf. I). An ebenso vorbereiteten Glasplatten, welche im Dunkeln gehalten wurden, war die Richtung der ersten Scheidewand und die Anlegung des ersten Rhizoïdes eine vollkommen regellose.

Bei den Druckversuchen wurden die befruchteten Eier in möglichst kleinen Tröpfchen von Meerwasser zwischen zwei Spiegelglasplatten gebracht. Auf diese Weise war ein leichter Luftaustausch gewährleistet. Um eine allzu grosse Annäherung beider Spiegelglasplatten zu verhüten, befanden sich an zwei gegenüberliegenden Seiten zwischen denselben einige zarte Wattefädchen. Die an diese Seiten befindlichen beiden Klemmschrauben wurden

1) Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., 14 (1896), p. 389.

solange angezogen, bis die mikroskopische Prüfung zeigte, dass einige der Eier geplatzt waren. Man konnte nunmehr annehmen, dass die benachbarten Eier sich unter dem gewünschten Drucke befanden. Die Plattenpaare waren in einem einseitig belichteten Kasten in vertikaler Stellung derart untergebracht, dass das Licht senkrecht auf die Ebene der Platten auffiel. Der Hintergrund war behufs Vermeidung von Lichtreflexen mit schwarzer Watte ausgekleidet. Die Kulturen waren durch Eintauchen der Plattenpaare an ihrem unteren Ende in Meerwasser gegen Austrocknen geschützt.

Wäre die Fortentwickelung der Eier unter ausschliesslichem Einflusse des Lichtes erfolgt, so würde nach Vorstehendem die erste Scheidewand sich parallel der Ebene der Glasplatten gestellt haben, und die dem Lichte abgekehrte Zelle hätte das erste Rhizoïd erzeugt. Unter den obwaltenden Umständen war aber die Richtung des Druckes ausschlaggebend. Herr Dr. Nordhausen schreibt mir, dass die ersten Scheidewände — er hat deren im Ganzen bis vier in je einem Keimling beobachtet — stets senkrecht zur Ebene der Platten orientirt waren. Dabei blieb die Ausstülpung eines Rhizoïdes zunächst häufig aus, so dass eine Polarität nicht zu erkennen war (Taf. I, Figg. 3—5).

Mit Sporen von *Equisetum limosum* habe ich die früher mitgetheilten[1]) Versuche in diesem Jahre mit gleichem Erfolge wiederholt. Auch hier empfiehlt es sich, um einen zu starken Druck zu vermeiden, an zwei gegenüberliegenden Seiten zarte Fädchen zwischen die Platten einzuschalten.

Brauchbar für unsere Zwecke sind auch die chlorophyllhaltigen und rasch keimenden Sporen von *Osmunda regalis*[2]), *O. cinnamomea* und *O. Claytoniana*, welche mir sämmtlich in bestem Zustande zu Versuchen zur Verfügung standen. Nachdem ich mich durch Objectträgerkulturen auf Agar-Agar, welche bei einseitiger Beleuchtung sich in Profilstellung im dunstgesättigten Raume befanden, überzeugt hatte, dass ebenso, wie bei *Equisetum*, die erste Wand sich fast immer genau senkrecht zur Richtung des einfallenden Lichtes einstellt, und dass das erste Rhizoïd an der von der Lichtquelle abgekehrten Seite hervorgeht, brachte ich Sporen in sehr kleinen Wassertröpfchen zwischen zwei Spiegelglasplatten, unterwarf sie in

1) Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., XIV, 1896, p. 387 ff.

2) Abbildungen der ersten Keimungsstadien siehe Jahrb. f. wiss. Botan., VIII, 1872, Taf. I.

der vorstehend angegebenen Weise einem starken Drucke, bis mehrere Sporen geplatzt waren, und stülpte eine innen matt geschwärzte, mit einseitiger Oeffnung versehene Kappe über die Kulturen, welche Licht nur in horizontaler Richtung senkrecht auf die Plattenpaare auffallen liess. Leider zeigen die Sporen von *Osmunda* ebenso wie diejenigen von *Equisetum* bemerkbare Ungleichmässigkeiten ihres Durchmessers, so dass, wenn die grösseren unter dem Drucke der Platten keimen, die kleineren denselben nicht aufnehmen können. Unter diesen Umständen darf es nicht Wunder nehmen, dass nur die grösseren Keimlinge die Wände in unserem Sinne orientirt zeigten.

Von niederen Pflanzen, welche unverzweigte Zellreihen darstellen, fasste ich für meine Versuche besonders *Spirogyra*-Arten, von solchen, welche verzweigte Zellreihen darstellen, *Cladophora* und *Coleochaete scutata*, von solchen, welche Zellflächen darstellen, *Prasiola crispa* und die Keimpflänzchen von Melobesien ins Auge. Leider stellten sich für die meisten der genannten Arten unerwartete Schwierigkeiten bei Beschaffung geeigneten Untersuchungsmaterials in den Weg.

Spirogyra-Fäden hoffte ich durch Befestigung des einen Endes und durch einseitige Anbringung eines Glasstückes am anderen Ende derart schief zu spannen, dass die vorher gebildeten Scheidewände eine deutliche Abweichung von der zur Längsachse senkrechten Richtung erkennen lassen würden. Es sollte dann festgestellt werden, ob unter fortdauernd schiefem Zuge die neu entstehenden Scheidewände sich den früher entstandenen genau parallel oder, wie zu erwarten stand, quer zur Zugrichtung, also schief zu den früheren stellen würden.

Zu diesem Zwecke wurden Glasstäbe auf den Rand hoher, mit Leitungswasser gefüllter Cylindergläser gelegt. Diese Glasstäbe waren so gebogen, dass ihr mittlerer Theil unter das Niveau des Wassers hinabreichte. Hier wurde vor dem Auflegen auf den Rand des Gefässes mit einem zu gleichen Theilen aus Colophonium und Wachs zusammengesetzten Kitte das eine Ende des für den Versuch bestimmten *Spirogyra*-Fadens befestigt. An dem anderen Ende wurde mit dem gleichen Kitte ein grösseres oder kleineres Glasstück befestigt. Der Faden durfte nicht bis zum Grunde des Gefässes hinabreichen, damit er während seines weiteren Wachsthums gleichmässig gespannt bliebe. Während der Manipulation des Kittens blieb der Faden mit Ausnahme der beiden Enden

fortdauernd unter Wasser; unmittelbar nachher wurde er vollständig untergetaucht. Unter diesen Umständen gelang es, einzelne Fäden von *Spirogyra crassa* bei mässiger Belastung mehrere Tage am Leben zu erhalten, ohne dass dieselben abrissen. Eine Schiefstellung der vorher gebildeten Scheidewände konnte aber durch einseitige Belastung bisher nicht erreicht werden. Die neuen Theilungswände waren den früher gebildeten unter diesen Umständen genau parallel.

Ebenso wenig führten die Versuche, die *Spirogyra*-Fäden zur Bildung von Längswänden zu zwingen, bisher zu brauchbaren Ergebnissen. Fadenstücke wurden zu diesem Zwecke in sehr dünne und enge Glasröhren eingeführt, welche an beiden Enden derart geschlossen wurden, dass sie zwar für die Fadenenden, aber nicht für Wasser undurchgängig waren. Zur Herstellung der Capillaren wurden kurze Stücke von leicht schmelzbaren Glasröhren von etwa 5 mm lichter Weite in ihrem mittleren Theile über der Flamme ausgezogen. Nach dem Erkalten wurde der engste Theil in der Mitte quer durchgebrochen. Jede Hälfte erweiterte sich an dem einen Ende zu einem Trichter, durch welchen unter Wasser sich ein *Spirogyra*-Faden leicht einführen und durch Emporheben dieses weiten Endes über das Wasserniveau mit Hilfe der hierdurch erzeugten Wasserströmung ohne Verletzung fortbewegen liess. Nun wurde derjenige Theil der Capillare, in welchem das dem Versuche zu unterwerfende Stück des *Spirogyra*-Fadens sich gerade befand, derart herausgebrochen, dass jederseits noch ein sehr kurzes Ende über den Faden hinausragte, und es wurden beide Oeffnungen mit frisch angerührtem Gyps gefüllt. Das Fadenstück war sammt dem es umgebenden Wasser jetzt gefangen; doch liessen die beiden Gypspfropfen einen Austausch von Wasser und Luft noch zu. Um denselben zu einem möglichst ausgiebigen zu machen, wurde das Glasröhrchen in vertikaler oder schiefer Stellung in der Luft befestigt und durch herabfallende Wassertröpfchen andauernd benetzt. Gelang es, auf diese Weise ein ausgiebiges Längenwachsthum des Fadens zu erzielen, so musste, falls nicht wegen zu grosser Weite des Röhrchens der Faden sich am Ende umbiegen konnte, ein erheblicher Druck in Richtung der Längsachse auf die sich theilenden Zellen zu Stande kommen. Es schien mir von vornherein wahrscheinlich, dass unter diesen Umständen die Zellen genöthigt werden könnten, sich, statt in der Querrichtung, in der Längsrichtung oder in schiefer Richtung zu theilen. Bisher ist es mir nicht gelungen, zu

einem positiven Ergebnisse zu gelangen. *Spirogyra crassa*, welche sich durch ihren kräftigen Bau und den grossen Querdurchmesser der Fäden in erster Linie als Versuchspflanze empfahl, zeigte sich unter den gegebenen Umständen sowohl im Längenwachsthum als in den Quertheilungen sehr träge. Möglich, dass sie gegen den Gypsgehalt des sie umspülenden Wassers empfindlich war.

Bei dem Entwickelungsgange mehrerer *Nostoc*-Arten sind abnorme Zelltheilungen beobachtet worden, welche vermuthlich die Folge eines solchen Längsdruckes sind, wie ich ihn an *Spirogyra*-Fäden künstlich herzustellen suchte. Wie Thuret[1]) bei *N. verrucosum* und *N. vesicarium* beschreibt, werden die Fäden der grossen Gallert-Kolonien, wenn man diese in eine Schale mit Wasser überträgt, frei und umgeben sich, nachdem sie sich kurze Zeit bewegt hatten, mit einer Gallerthülle. Diese ist wahrscheinlich zunächst von geringer Ductilität; denn innerhalb der zwischen zwei Heterocysten gelegenen Fadenstücke finden die nun auftretenden Theilungen nicht, wie vorher in den Mutter-Kolonien, durch Querwände, sondern durch Längswände statt, sodass sich kurze Querreihen bilden, welche sich später beim Aufblähen der Gallerthülle zickzackartig zu wellig gebogenen Längsreihen vereinigen. Die Längstheilungen, welche sonst im Entwickelungsgange dieses Pflänzchens nicht vorkommen, dürften das Resultat des vorwiegend in der Längsrichtung wirkenden starken Widerstandes der Aussenhülle sein[2]).

Mit *Cladophora* habe ich Versuche noch nicht ausgeführt.

Coleochaete scutata stellt grüne Zellscheiben dar, welche im regelmässigsten Falle genau kreisförmigen Umriss besitzen. Dieselben bestehen aus gegliederten, dichotom verzweigten Fäden, welche seitwärts eng zusammenschliessen. Entwickelt sich die Scheibe auf einem ebenen Substrate, welches keine Formänderung durch Wachsthum erfährt, sind die äusseren Bedingungen nach allen Richtungen die gleichen, und wird keine Stelle des Vorderrandes durch Wasserthiere oder auf andere Weise verletzt, so halten die Randzellen der Scheibe in ihren Theilungen gleichen Schritt. Auf eine Anzahl dem Aussenrande paralleler Theilungs-

---

1) Annales des sc. nat. (Botanique), 3me sér., t. 2, 1844, p. 319 ff. und Mém. de la Soc. impér. des sc. nat. de Cherbourg, t. V, 1857, p. 19 ff.

2) Vergl. auch meine Botan. Wandtafel No. 69, den medianen Längsschnitt durch einen Sprossscheitel von *Lichina pygmaea* darstellend. Innerhalb der Gonidienreihen finden sich hier zwei deutliche Längstheilungen.

wände folgt gelegentlich eine senkrecht zu ihm gerichtete, wodurch die ursprüngliche Breite der Randzellen wiederhergestellt wird. Auf solche Weise kommt der vorstehend erwähnte kreisförmige Gesammtumriss zu Stande.

Wie ich bei einer früheren Gelegenheit[1] festgestellt hatte, ist die Schwerkraft auf das Wachsthum und die Theilungsrichtung der Randzellen der Scheibe ohne Einfluss; dagegen wird durch einseitige Beleuchtung die Entwickelung des Thallus nach der Richtung der Lichtquelle hin gefördert. Die Lichtwirkung ist hier sicher eine indirecte; sie fördert an der begünstigten Seite die Herstellung der Stoffe für die Ernährung der Randzellen und den Aufbau neuer Membranen in denselben.

Es wäre nun von hohem Interesse, Exemplare von *Coleochaete scutata* in grösserer Zahl zu untersuchen, welche auf einem Substrate erwachsen sind, das nicht, wie wir oben annahmen, seine Form nicht mehr ändert, sondern noch im Wachsthum, und zwar in ungleichem Wachsthume nach zwei aufeinander senkrechten Richtungen begriffen ist. Der auf dem Substrate befestigte *Coleochaete*-Thallus würde genöthigt sein, das Wachsthum des Substrates mitzumachen. Wenn z. B. das Substrat ein unter Wasser befindliches, aufrechtes Internodium einer dikotylen Blüthenpflanze ist, welches sein Längenwachsthum abgeschlossen hat, aber noch in Verdickung begriffen ist, so müssten die Randzellen der *Coleochaete*-Scheiben, je nach ihrer Stellung am Scheibenrande, entweder in der Richtung ihrer Längsachse, oder senkrecht zu ihr, oder in einer mittleren Richtung gedehnt werden. Der Gesammtumriss könnte nicht mehr ein kreisförmiger sein, sondern müsste zu einem annähernd elliptischen werden. In der horizontalen Achse der Zellscheibe müssten verhältnissmässig mehr perikline, in der vertikalen Achse verhältnissmässig mehr anticline Scheidewände auftreten, als in kreisrunden Exemplaren. Dabei ist vorausgesetzt, dass der untersuchte *Coleochaete*-Thallus genau auf der Nordseite des aufrechten Internodiums sich entwickelt habe. Jede andere Stellung müsste in Folge der einseitig stärkeren Beleuchtung zu einer Störung in der Formänderung Veranlassung geben.

Meine Bemühungen um Beschaffung geeigneten Untersuchungs-Materiales waren bisher leider nicht sehr erfolgreich. Ich möchte

2) L. Kny, Das Wachsthum des Thallus von *Coleochaete scutata* in seinen Beziehungen zur Schwerkraft und zum Lichte (Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., II, 1884, p. 93).

deshalb solche, welche in der Nähe von Süsswasserseen leben, einladen, dem Gegenstande ihre Aufmerksamkeit zuzuwenden.

Annähernd ebenso geeignet wie *Coleochaete scutata* dürften Phyllactidien sein, welche an sehr feuchten Orten der Tropen die Oberfläche von Blättern (z. B. *Hymenophylleen*) bedecken. Die Untersuchung der Entwickelung des Substrates müsste derjenigen der Alge in jedem Falle vorausgehen, um die auf letztere ausgeübten Zugkräfte in ihrer Stärke und Richtung schätzen zu können.

Ob junge Keimpflanzen von Melobesien, welche ebenfalls kreisförmige Scheiben darstellen, für unseren Zweck in demselben Maasse brauchbar sein würden, lasse ich dahingestellt. Auf Blättern von *Posidonia oceania*, einem ihrer beliebten Standorte, würde die grosse Beweglichkeit des Substrates einer genauen Beurtheilung der Lichtwirkung hinderlich sein. Auch bei stabileren Substraten dürfte die Orientirung des Beobachters über die Himmelsrichtung, mit welcher die Resultirende der Lichtwirkung zusammenfällt, schwer zu überwindende praktische Schwierigkeiten bieten. Für Versuche, um den Einfluss des Zuges auf die Richtung der Theilungswände zu studiren, dürfte auch *Prasiola crispa* sich eignen, falls nicht die Eigenart ihrer Ernährung der Kultur besondere Schwierigkeiten bereitet. *Merismopoedia*-Arten und der von Zopf entdeckte *Pedicoccus merismopoedioides* werden wegen der Vergallertung ihrer Membranen viel weniger brauchbar sein.

Es liegt in der Natur der Sache, dass bei den Organen höherer Pflanzen die Wirkungen von Zug und Druck auf die Richtung der Theilungswände nicht überall mit derselben Klarheit hervortreten können, wie bei den einfach gebauten Thalluspflanzen. Je weitergehend die Differenzirung der Gewebe ist, um so weniger wird die Wirkung mechanischer Kräfte, welche an einer Stelle angreifen, sich in geraden Linien durch ganze Organe fortpflanzen. Die Aenderungen der Richtung von Zug und Druck, wie letztere von entfernteren Gewebe-Partien übernommen sind, können zu recht fehlerhaften Deutungen Veranlassung geben. Hierzu treten als störende Momente noch die durch Erblichkeit überkommenen Regeln des histologischen Aufbaues, welche durch die Einwirkung äusserer Kräfte zwar grössere oder geringere Einschränkungen oder Abwandelungen, aber nur in seltenen Fällen totale Umkehrungen erfahren.

Im Folgenden stelle ich die Resultate der Ergebnisse einiger Beobachtungen und Versuche der letzten Jahre zusammen. Soweit es sich um Beobachtungen handelt, ist Aehnliches in einzelnen Fällen schon von früheren Forschern gesehen worden; doch kam es diesen meist nur auf Feststellung von Thatsachen an. Von der Existenz von Gewebespannungen haben sie sich in solchen Fällen, wo die Bevorzugung gewisser Theilungsrichtungen auf Zug- oder Druckwirkungen hinwies, kaum je überzeugt. Auf diesen Punkt ist im Folgenden das Hauptgewicht gelegt.

Zunächst sollen einige Wurzeln, demnächst einige unterirdische und zuletzt einige oberirdische Sprossachsen besprochen werden. Eine Gruppirung der Thatsachen nach Gewebepartien ist nicht durchführbar, da die Wirkungen von Zug und Druck natürlich aus dem einen Gewebecomplexe in den anderen übergreifen.

A. Die Wurzeln von *Vicia Faba*[1]).

1. Wirkung seitlichen Druckes auf die Richtung der Theilungswände.

Die zu meinen Versuchen dienenden Wurzeln waren zum grösseren Theile pentarch; doch kamen nicht selten auch tetrarche, hexarche und heptarche Wurzeln zur Beobachtung.

Die Caspary'schen Punkte traten schon in jugendlichen Theilen der Wurzeln deutlich hervor, wo die fertiggebildeten Gefässe der Xylemgruppen noch nicht sehr weit in das Innere des Centralcylinders hineinragten und wo die Zellen der späteren Sclerenchymgruppen noch keine auffällige Membranverdickung zeigten.

Die Versuche wurden meist in der Weise ausgeführt, dass die Wurzelspitze junger Keimlinge, deren Wurzeln erst eine Länge von etwa 15—25 mm erreicht hatten, zwischen die Wangen eines entsprechend weit geöffneten Quetschhahnes[2]) derart vorsichtig von der einen Seite eingeschoben wurden, dass bei seitlicher Berührung die Wurzelspitze nach der anderen Seite kaum hervorragte. Bei solcher Anordnung wurden die Keimlinge mit

1) Ueber den Bau der Leguminosen-Wurzeln vergl. besonders van Tieghem in den Ann. des sc. nat. (Botanique), Vme sér., t. 13, p. 217—223.

2) Die zu meinen Versuchen verwendeten Quetschhähne waren sämmtlich mit Oeffnungs-Vorrichtung an der Rückseite ausgestattet und vernickelt (vergl. Preisliste von Paul Altmann in Berlin von 1896, Fig. 831).

dem Quetschhahne in gute Gartenerde eingepflanzt. Ein Seitendruck war also Anfangs noch nicht vorhanden; er kam erst ganz allmählich mit dem Dickenwachsthume des eingeschobenen Wurzelstückes zu Stande.

Die primären Zelltheilungen finden, wie man sich an normalen Wurzeln überzeugen kann, noch längere Zeit im Centralcylinder und im inneren Theile der Rinde statt, wenn sie in der Aussenrinde schon abgeschlossen sind. Die neuentstehenden Scheidewände sind, je nach Bedürfniss, periklin oder antiklin gerichtet oder nehmen auch wohl eine Zwischenstellung ein. Auch in der durch die Caspary'schen Punkte gekennzeichneten Endodermis finden noch längere Zeit Theilungen statt, doch sind hier die Wände fast durchweg periklin gerichtet. Die Tangentialwände weichen den Caspary'schen Punkten, welche sich meist nicht genau in der Mitte der Radialwände befinden, aus, so dass diese ganz an eine der beiden Theilzellen übergehen. Diese wird zur neuen Endodermiszelle, während die andere sich meist der Rinde, seltener dem Centralcylinder anfügt. Die Einschiebung neuer Radialwände zwischen die vorhandenen habe ich zur Zeit, wo die Endodermis schon deutliche Caspary'sche Punkte zeigte, nur selten beobachtet.

An Wurzeln, welche unter Seitendruck erwachsen waren, hatten sich bei den mir vorliegenden Präparaten an den vom Quetschhahne berührten Seiten keine Wurzelhaare gebildet, während solche an den freien Seiten ausgiebig hervorgetreten waren.

In der Rinde wurden an den beiden freien Seiten der Querschnitte in radialer Richtung erheblich mehr Zellen gezählt, als an den beiden gepressten Seiten. Die an sechs verschiedenen Wurzeln ausgeführten Zählungen ergaben:

Lfde. Nr.	Durchmesser des Gesammtquerschnittes der Wurzeln in Theilstrichen des Ocular-Mikrometers		Zahl der in radialer Richtung aufeinanderfolgenden Zellen der Rinde im Sinne des	
	Grösster Durchmesser	Kleinster Durchmesser	grössten Durchmessers	kleinsten Durchmessers
1	80	48,5	27	17
2	74	47	24	20
3	79,5	47	21	16
4	69,5	44	23	19
5	75	48	26	22
6	101	34	22	16

Die Zahlen der beiden letzten Reihen sind natürlich nur Annäherungswerthe. Die Rindenzellen greifen unregelmässig zwischen einander ein; die Zählung ergiebt deshalb an unmittelbar benachbarten Stellen etwas abweichende Resultate.

Ob bei der Abweichung in der Zahl der Rindenschichten an den beiden freien und den beiden gepressten Seiten etwa auch ein durch Druck verursachtes gleitendes Wachsthum betheiligt ist, lasse ich dahingestellt; doch darf als sicher gelten, dass der Hauptantheil der durch Druck bestimmten Richtung der Theilungswände gebührt. An beiden freien Seiten sieht man, solange die Theilungsfähigkeit in den Zellen der Innenrinde noch nicht erloschen ist, in den Meristemzellen als Folge des durch den Druck veranlassten, vorwiegend radialen Wachsthums zahlreiche perikline Wände auftreten, während an den beiden gepressten Seiten später vorwiegend antikline Wände entstehen, welche die durch überwiegendes Tangentialwachsthum stark verlängerten Zellen in nebeneinanderliegende Theilungsproducte spalten. Perikline Wände fehlten auch dort, wo die Druckwirkung in der starken Abplattung des Wurzelquerschnittes schon sehr deutlich hervortrat, keineswegs vollständig. Ebensowenig wurden an den beiden nichtgepressten Seiten antikline Wände ganz vermisst. Es zeigt sich hier, wie auch an anderen Stellen des Wurzelquerschnittes, dass die Druckkräfte den durch Erblichkeit vorgezeichneten Zelltheilungsvorgängen bis zu einem gewissen Grade entgegenwirken, sie aber nicht vollständig unterdrücken.

Im Centralcylinder tritt die Wirkung des Druckes aufs deutlichste an der Vertheilung und den Dimensionen der Xylem- und Phloëmbündel hervor. Ist z. B. an einer tetrarchen Wurzel das Xylemkreuz so orientirt, dass der eine Schenkel der Richtung des Druckes parallel, der andere senkrecht zu ihr gestellt ist, so zeigen die Xylemstrahlen unter sich einen annähernd gleichen Abstand; dagegen sind die Phloëmbündel meist sehr deutlich nach den beiden Enden des ovalen Centralcylinders verschoben. Sind die Schenkel des Xylemkreuzes in einem halben Rechten gegen die Richtung des Druckes geneigt, so werden sie selbst gegen die beiden Enden des Ovals verschoben, während nunmehr die Phloëmbündel gleichen Abstand unter sich zeigen. Bei anderen Zahlenverhältnissen des Xylemsternes finden die Verschiebungen in demselben Sinne wie die eben geschilderten statt. Die Abstände zwischen Xylem- und

Phloëmbündeln sind in Folge dessen im Allgemeinen an den Druckseiten grösser, als an den freien Seiten.

Nicht geringere Verschiedenheiten zeigen Form und Dimensionen der einzelnen Xylemstrahlen und Phloëmgruppen. Besonders bei ersteren tritt die überwiegende radiale Verlängerung auf den nicht gepressten Seiten der Wurzel und die überwiegende Verbreitung auf den gepressten Seiten sehr deutlich hervor. Mittheilung von Zahlen ist unthunlich, da die Xylemplatten in ihrem Bau viele Unregelmässigkeiten zeigen, da insbesondere die Gefässe häufig durch zartwandige Elemente von einander getrennt sind. Auch bei den Phloëmbündeln, deren sklerenchymatische Elemente zu compacten Massen gruppirt sind, verzichte ich auf zahlenmässige Angaben. Es bedarf deren auch nicht, da die aufmerksame Durchmusterung einer grösseren Zahl von Querschnitten durch unter Druck erwachsene Wurzeln auf den ersten Blick deutlich erkennen lässt, dass auch in ihren Initialgruppen der Druck die Zelltheilungen in seiner eigenen Richtung vermindert, senkrecht darauf begünstigt hat.

Dass die Zellenzahl auch in dem inneren, markartigen Gewebe des Centralcylinders durch Druck in gleichem Sinne wie in den leitenden Geweben beeinflusst wird, ist auf den Querschnitten ohne Weiteres erkennbar.

Sind, wie vorstehend mitgetheilt, die Abstände zwischen den benachbarten Xylem- und Phloëmgruppen schon bei der ersten, unter Seitendruck erfolgten Anlegung an den beiden Druckseiten grösser als an den beiden freien Seiten, so wird dieser Unterschied durch das secundäre Dickenwachsthum noch gesteigert. Die secundären Holzelemente werden bekanntlich von dem an der Innenseite der Phloëmbündel sich constituirenden Cambiumstreifen dem primären Xylem aufgelagert. Da die Theilungswände vorwiegend parallel zum Aussencontour der primären Xylemgruppen orientirt sind, muss ihre Bildung, je nach der Richtung des Seitendruckes, an bestimmten Stellen gefördert, an anderen beeinträchtigt werden. Die Auflagerung neuer Holzmassen auf die Seiten der primären Strahlen wird an den gepressten Seiten des Centralcylinders in tangentialer Richtung gefördert, während an den freien Seiten die radiale Fortentwickelung des Holzes begünstigt wird. Die mikroskopischen Bilder sind nach dieser Richtung durchaus schlagend.

Versuche, welche ich in ähnlicher Weise, aber in geringerer Zahl mit den Wurzeln von *Cucurbita Pepo* und *Ricinus communis* anstellte, ergaben Resultate, welche mit den obigen im wesentlichen übereinstimmten. Im ganzen fand ich diese Objecte nicht ganz so geeignet, wie die Wurzeln von *Vicia Faba*.

2. Einfluss longitudinaler Krümmung auf die Richtung der Theilungswände.

Um den Einfluss des Druckes auf die Richtung der Theilungswände noch in anderer Form kennen zu lernen, bog ich etwa 50—100 mm lange Wurzeln von Keimpflanzen, welche in befeuchteten Sägespähnen erwachsen waren, U-förmig zusammen und schob sie, mit der Krümmungsstelle nach vorn gerichtet, in wenige cm lange Glasröhrchen von etwa 5—10 mm lichter Weite ein. Um Verletzungen zu verhüten, waren die Ränder der Glasröhrchen vorher gut abgeschmolzen worden. Wegen der grossen Sprödigkeit der Wurzelspitzen gelang die Krümmung meist nur in solcher Entfernung vom Scheitel, wo das Längenwachsthum schon abgeschlossen war. Die im übrigen intacten Keimpflänzchen wurden nun sammt den Glasröhrchen in gute Gartenerde gepflanzt und einige Wochen sich selbst überlassen. Die Spitze der Pfahlwurzel wuchs aus dem Röhrchen in den Boden und bildete zahlreiche Seitenwurzeln. Nach einigen Wochen liess sie sich meist ohne Schwierigkeit aus den Röhrchen hervorziehen.

In den sich allseitig verdickenden Wurzeln werden sich unter den beschriebenen Verhältnissen die Zug- und Druckspannungen in den theilungsfähigen Gewebepartien in ähnlicher, aber doch im einzelnen etwas verschiedener Weise äussern müssen, wie in einer durch einseitigen Druck zusammengebogenen Scheibe einer Kartoffelknolle[1]). In letzterer sind die Initialschichten für Bildung des Wundperiderms einander annähernd parallel und befinden sich in unmittelbarer Nähe der beiden Wundflächen; in den Wurzeln dagegen haben die Zellen der Epidermis und Aussenrinde frühzeitig ihre Theilungsfähigkeit eingebüsst. Die Theilungen finden nur in der Innenrinde und in den äusseren Partien des Centralcylinders, also in einem von Dauergewebe bedeckten Hohlcylinder statt. Die Wirkungen eines einseitigen Zuges bezw. Druckes

1) Vergl. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., XIV, 1896, p. 380.

werden sich mithin bei den Wurzeln in complicirterer Weise äussern müssen. An der concaven Seite werden die noch theilungsfähigen Zellen in longitudinaler Richtung stark zusammengedrückt. Sie müssen in Folge dessen einen seitlichen Druck auf die ihnen nächst benachbarten Zellen ausüben. An der Convexseite dagegen werden die theilungsfähigen Zellen einem entsprechend starken Längszuge ausgesetzt, der eine geringe Verschmälerung und in Folge dessen einen seitlichen Zug auf ihre Nachbarzellen zur Folge haben muss. Die durch den longitudinalen Zug an den noch theilungsfähigen Zellen hervorgerufene tangentiale Abplattung wird durch den auf ihnen lastenden Druck der nach aussen benachbarten Dauergewebe unterstützt werden müssen.

Untersucht man Wurzeln, welche sich in den Glasröhrchen während einiger Wochen fortentwickelt hatten, an den Stellen stärkster Krümmung im Querschnitte, so sieht man den Centralcylinder stark excentrisch gelagert. An der Concavseite sind die Rindenzellen nicht nur umfangreicher, sondern auch in radialer Richtung zahlreicher. Mediane Längsschnitte durch die Krümmungsstellen zeigen, dass an der convexen Seite die Rindenzellen verhältnissmässig in longitudinaler Richtung länger und zahlreicher sind, als an der Concavseite.

Wurzeln, welche sich bei Wasserkulturen unterhalb der fortwachsenden Spitze spontan gekrümmt hatten und darauf eine Zeit lang in die Dicke gewachsen waren, zeigten in der Hauptsache dieselben anatomischen Verhältnisse, wie gewaltsam gebogene Wurzeln.

B. Die Wurzeln von *Malva neglecta*

erwiesen sich als ein besonders günstiges Object[1]), um im Verlaufe des normalen Dickenwachsthums den Einfluss des tangentialen Zuges auf die Verbreiterung der Markstrahlen in der Phloëmregion des Leitbündels und auf die in ausgiebigster Weise stattfindenden antiklinen Theilungen kennen zu lernen.

Das Phloëm, welches ebenso wie in den Sprossachsen der Linden-Arten aus in radialer Richtung schichtenweise gelagerten Gruppen von dünnwandigen und von sklerenchymatisch verdickten Elementen (Bastzellen) besteht, entwickelt sich frühzeitig sehr stark und dringt in Form schmaler, nach aussen zugespitzter Keile, bis

1) Herr Dr. Kolkwitz machte mich auf dieselben aufmerksam.

nahe an die Peridermhülle vor. Bei dem starken Dickenwachsthum der Wurzeln wird auf alle Theile des Phloëms ein sehr erheblicher tangentialer Zug ausgeübt. Demselben folgen hauptsächlich die Markstrahlen, indem ihre Zellen sich in tangentialer Richtung stark strecken und in wiederholter Folge antikline Wände zwischen die vorhandenen einschieben. Geschieht dies überall in gleichem Maasse, so wird das Querschnittsbild der Rinde bei weiterem Dickenwachsthume nicht erheblich verändert; eilen aber, wie dies sehr häufig vorkommt, einzelne Stellen den anderen voraus, so treten vielfache Verkrümmungen der Phloëmkeile ein. Auch die innerhalb des Phloëms befindlichen secundären Markstrahlen betheiligen sich in ähnlicher Weise wie die primären an den tangentialen Streckungen, entweder gleichmässig auf ihrem gesammten radialen Verlaufe, oder so, dass an einer beschränkten Stelle eine Erweiterung erfolgt.

Das zwischen die Sklerenchymgruppen in radialer Richtung eingeschaltete zartwandige Parenchym gehört aber nicht immer den Markstrahlen an. Nicht selten überrascht man primäre Sklerenchymgruppen, welche, offenbar in Folge des durch Erweiterung des Centralcylinders auf sie ausgeübten Zuges, von einer genau oder annähernd radial gerichteten Spalte durchsetzt sind. In diese Spalte dringen die benachbarten zartwandigen Parenchymzellen ein und füllen sie in ähnlicher Weise aus, wie wir dies im Folgenden noch charakteristischer in Stengeln mit geschlossenem mechanischen Hohlcylinder sehen werden. Grössere compacte Gruppen von Sklerenchymgewebe werden auf solche Weise in kleinere Gruppen zerklüftet. Erfolgte diese Zerklüftung zuerst an der äussersten Sklerenchymgruppe eines Phloëmbündels und folgen derselben die nächst inneren allmählich nach, so wird die Folge hiervon eine von innen nach aussen sich verbreiternde Y-förmige Spaltung der Phloëmgruppe sein, wie man eine solche bisweilen findet.

Gerade diese Unregelmässigkeiten in den durch Zug hervorgerufenen Theilungsvorgängen sind für uns in hohem Grade werthvoll, weil sie zeigen, dass die Verbreiterung der Markstrahlen nicht an bestimmte, durch den Entwickelungsgang streng vorgeschriebene Stellen gebunden ist, sondern dass der geringere Widerstand gegen den tangentialen Zug für die Auslösung des Wachsthums und die Bildung der auf dessen Richtung senkrechten Theilungswände entscheidend ist.

Erscheinungen ähnlicher Art, wie sie vorstehend in den Wurzeln von *Malva neglecta* beschrieben wurden, findet man sehr häufig auch im Phloëm von Sprossachsen. Zu den instructivsten Beispielen, welche ich kenne, gehören die *Tilia*-Arten, *Liriodendron Tulipifera* und *Pterocarya fraxinifolia*. Auch hier findet die Erzeugung neuer Parenchymzellen durch antikline Theilungen vorzugsweise in den Markstrahlen statt; doch vollziehen sich gleichzeitig fortwährend auch Zerklüftungen der Sclerenchymgruppen, theils durch Risse, welche die ganzen Gruppen rasch durchsetzen, und in welche die benachbarten Parenchymzellen erst später ihre Fortsätze einschieben, theils durch ganz allmähliches Auseinandertreten der dem zartwandigen Parenchym benachbarten Sklerenchymgruppen. Hier sind dann zu keiner Zeit Lücken zwischen beiden bemerkbar. Bei *Liriodendron Tulipifera* und *Magnolia tripetala* lockern sich später die Tangentialreihen der secundären Rinde zu quergespannten Zellfäden.

C. *Raphanus sativus,* var. *radicula* (Radieschen).

Die jungen von mir untersuchten Wurzeln des Radieschens waren fast durchweg diarch. Der Centralcylinder war von der Rinde durch eine scharf hervortretende Endodermis abgeschlossen. Die ausserhalb derselben befindlichen grossen farblosen Rindenzellen folgten beim Fortgange des Dickenwachsthums dem auf sie von innen geübten Drucke bis zu einem gewissen Maasse durch tangentiale Dehnung. Das Dickenwachsthum des Centralcylinders fand nicht gleichmässig nach allen Richtungen, sondern am intensivsten in der Richtung senkrecht zur achsilen, diarchen Xylemplatte statt. Der Centralcylinder nahm in Folge dessen auf dem Querschnitte eine ovale Form an. In der Richtung des grössten Durchmessers, wo der auf die Rinde von innen geübte Druck am stärksten war, collabirten deren innere Zellen schon frühzeitig, während zur selben Zeit an entsprechender Stelle in der Richtung des kleinsten Durchmessers häufig noch Theilungen stattfanden. Entsprechend der Richtung des Druckes zeigten die Theilungswände antikline Stellung. Schliesslich wurde die Rinde durch das weitere Dickenwachsthum des Centralcylinders gesprengt. Es geschah dies meist an den zwei durch sein stärkstes Dickenwachsthum ausgezeichneten Längsseiten, wo die Zellen der inneren Rinde frühzeitig stark collabirt waren. Die beiden weissen Rinden-

streifen bleiben mit den rothgefärbten, oberen Partien des Radieschens noch lange in Verbindung.

Nach Sprengung der Rinde wird das Dickenwachsthum der Rübe mit gesteigerter Intensität fortgesetzt. Das secundäre Xylemgewebe, welches der Thätigkeit des Cambiums seinen Ursprung verdankt, zeigt vorwiegend radiale Reihung seiner Elemente. Auch die schwarzen Linien, welche den Verlauf der lufthaltigen Intercellularen bezeichnen, treten im grossen und ganzen in radialer Richtung deutlicher als in anderen Richtungen hervor. Im Gegensatze hierzu ist das die Rübe bedeckende secundäre Rindengewebe, welches in seinen äusseren Theilen roth, in den inneren Partien farblos und grosszelliger ist, sehr deutlich tangential gestreckt. In derselben Richtung verlaufen auch die Intercellularen in sehr augenfälliger Weise. Die genaue Untersuchung des Zellnetzes lässt keinen Zweifel, dass mit der tangentialen Streckung zahlreiche antikline Theilungen Hand in Hand gegangen sind.

Um zu sehen, ob die antikline Richtung der Wände wirklich mit einem in tangentialer Richtung thätigen Zuge zusammenhängt, wurden dickere und dünnere Querscheiben aus Radieschen herausgeschnitten, in viel Wasser auf einen Objectträger gebracht und durch einen scharfen, genau durch das Centrum gehenden Schnitt halbirt. Bei raschem Zusammenschieben der beiden Hälften sah ich ihre Ränder deutlich klaffen: — ein Anzeichen für die zwischen dem Leitbündelgewebe und dem Rindengewebe herrschende Spannung. Bei längerem Liegen in Wasser nahm das Klaffen an Deutlichkeit zu.

Für Druckversuche ist das Radieschen sehr geeignet. Legt man einen Quetschhahn im oberen Theile der Hauptwurzel eines jungen Pflänzchens an, so werden die weiter oben und weiter unten liegenden Theile derselben in der Verdickung nicht behindert, und es finden im Laufe der weiteren Entwickelung im inneren Gewebe fast niemals Zerreissungen statt. Der zwischen den Wangen der Klemmschraube erwachsene, schliesslich stark abgeplattete Theil eines älteren Radieschens zeigt die Rinde an den beiden gedrückten Seiten sehr stark reducirt, an den freien Seiten dagegen mächtig entwickelt. Im Maximum war das Verhältniss der Radialdurchmesser auf meinen Schnitten etwa wie 1 : 10. Während an den gedrückten Seiten die Reihung der Rindenzellen, soweit die häufig vorkommende wellige Faltung des äusseren Rindencontours

nicht die Regelmässigkeit der Anordnung stark beeinträchtigt, eine vorwiegend tangentiale ist, tritt an den beiden freien Seiten auch die radiale Anordnung deutlich hervor. In dem stark abgeflachten Centralcylinder ist die Entwickelung des Holzes nach den beiden freien Seiten sehr erheblich stärker als nach den gedrückten Seiten. Die Reihung der Elemente ist überall eine deutlich radiale. Was die Häufigkeit der antiklinen Theilungen im Cambium betrifft, durch welche eine wiederholte Gabelung der Zellreihen des Holzes von innen nach aussen bewirkt wird, so sind diese im mittleren Theile der gedrückten Seiten nicht ganz so häufig, als man zunächst erwarten sollte. Die Erklärung hierfür liegt offenbar darin, dass die tangentiale Verbreiterung der Cambiumzellen in Folge des Reibungswiderstandes, welchen die Oberflächen an den Wangen des Quetschhahnes finden, nur gering ausfallen kann. Sehr erheblich dagegen ist der Zuwachs in tangentialer Richtung und die radiale Spaltung der Cambiumzellen und der Holzzellreihen gegen die seitlichen Partien hin, wo die Oberfläche mit den Wangen des Quetschhahnes ausser Berührung tritt. In der Mitte der beiden freien Seiten findet sie ein wenig sparsamer statt.

D. Kohlrabi.

Untersucht man einen jungen Kohlrabistengel im basalen Theile, welcher sich eben zur Knolle zu verdicken beginnt, auf Querschnitten, so sieht man, wie die Epidermis und die schwach collenchymatische Rinde alle Anzeichen tangentialer Streckung erkennen lassen. Mit der Verlängerung der Zellen in tangentialer Richtung geht eine wiederholte Einschiebung antikliner Wände Hand in Hand. Von den Leitbündeln nehmen nicht alle gleichmässig an der tangentialen Verbreiterung Theil. In dieser Beziehung sind häufig diejenigen bevorzugt, deren Spiralgefässe am weitesten in das Mark hineinreichen.

Auf späteren Entwickelungsstufen zeigt das mikroskopische Bild keine erhebliche Aenderung, nur dass im Umkreis der zahlreichen, unregelmässig gestalteten Stränge und Gruppen zartwandiger Zellen im Marke grosse Spiral-, Netz- oder getüpfelte Tracheïden auftreten, die wahrscheinlich als Wasserspeicher functioniren.

In allen Stadien der Verdickung zeigten mir Querscheiben, wenn sie unter Wasser median halbirt wurden, ein deutliches

Klaffen der Ränder, was auf eine passive Spannung der Rindengewebe hindeutet. Bei längerem Liegen in Wasser nahm das Klaffen an Deutlichkeit zu.

E. *Ullucus tuberosus.*

Die Knollen dieser Pflanze sind günstige Objecte für Druckversuche. Sie sind von viel geringeren Dimensionen als die Kartoffelknollen und entwickeln sich sehr rasch. Das Anlegen von Quetschhähnen an junge Knollen von Pflanzen, welche im Boden festgewurzelt sind, lässt sich ohne Schwierigkeit ausführen.

Führt man durch normale Knollen mittlerer Grösse Querschnitte, so erkennt man einen deutlichen Leitbündelkreis, welcher Mark und Rinde von einander trennt. In beiden findet noch Zellvermehrung statt. Die äusseren Rindenzellen sind in tangentialer Richtung ein wenig mehr als in radialer Richtung gestreckt, und die zuletzt entstandenen Theilungswände sind vorwiegend antiklin gerichtet. Gegen den inneren Theil der Rinde tritt diese Bevorzugung einer bestimmten Richtung mehr und mehr zurück, und im Markgewebe erfolgen die Theilungen in ziemlich gleichem Maasse nach allen Richtungen. Da sich zwischen den Zellgruppen lufthaltige Intercellularen ausbilden und diese im allgemeinen um so weiter sind, je frühzeitiger die sie begrenzenden Wände entstanden sind, so kann der Verlauf der dunklen Luftlinien rasch über die Thatsache orientiren, dass die Theilungswände im Marke nach den verschiedenen Richtungen ungefähr gleich häufig auftreten. Genauere Bilder geben dünne Schnitte, welche man durch verdünntes Aetzkali durchsichtig gemacht hat. Das Zellnetz tritt nunmehr sehr deutlich hervor. Normale, nicht unter einseitigem Drucke erwachsene Knollen zeigten die jüngsten Theilungswände einander genau oder annähernd rechtwinkelig aufgesetzt.

Die Untersuchung von etwa 12 jungen Knollen, welche sich an ihrem ursprünglichen Standorte zwischen den parallelen Wangen je eines vorsichtig angelegten Quetschhahnes während zwei bis drei Wochen entwickelt hatten, ergab hiervon abweichende Querschnittsbilder. Die Quetschhähne waren möglichst senkrecht zur Längsachse der Knollen angelegt worden. Querschnitte, welche in derselben Richtung geführt wurden, zeigten einen beiderseits abgeplatteten Umriss. Im Maximum stand der kürzeste Durchmesser zum längsten in einem Verhältniss von etwa 1 : 2. Der Leitbündel-

kreis hatte einen annähernd ovalen Umriss. Unterhalb der Rinde zeigte sich die Richtung der Zelltheilungen weniger vom Drucke beeinflusst, als im Marke. Im letzteren waren die jüngst entstandenen Theilungswände vorwiegend senkrecht zu den Wangen des Quetschhahnes gerichtet, nachdem vorher die Mutterzellen sich in einer denselben parallelen Richtung gestreckt hatten. Ein ganz genaues Einhalten der Richtung findet nicht immer statt und ist auch von vornherein nicht zu erwarten, da bei der Art, wie die Zellen zum Gewebe zusammengefügt sind, der Druck sich der Regel nach nicht streng geradlinig fortpflanzen kann, sondern sich in schief gerichtete Componenten zerlegen muss.

F. *Impatiens Balsamina.*

Am 21. Juni 1899 wurden an etwa 25—30 jungen, kräftig entwickelten Pflanzen, welche im Freien erzogen waren, in mittlerer Höhe des Stengels und in der Mitte eines Internodiums je ein Quetschhahn vorsichtig angelegt. In diesem Zustande verblieben die Versuchspflanzen an ihrem Standorte bis zum 6. September. Bei der Untersuchung wurden entsprechende Stammstücke gleichaltriger Pflanzen mit ihnen verglichen, welche ohne Seitendruck auf demselben Beete erwachsen waren.

In diesen normalen Stammstücken hatten die Zellen des Markes ihre letzten Theilungen augenscheinlich erst vor kurzem abgeschlossen. Es wurden zarte, offenbar soeben entstandene Scheidewände in geringerer Zahl beobachtet, welche verschieden gerichtet waren. Die im äusseren Theile des Markes nahe den Blattspursträngen gelegenen Zellen waren überwiegend in radialer Richtung gestreckt. Rinde und Oberhaut zeigten überall annähernd gleiche Ausbildung. Der innere Theil der Rinde bestand aus grossen, zartwandigen, denen des Markes ähnlichen Zellen, welche hin und wieder eine kürzlich entstandene Scheidewand erkennen liessen. Diese Wände zeigten im ganzen häufiger antikline als perikline Orientirung, nicht selten auch eine mittlere Stellung. Die Aussenrinde bestand aus englumigen Collenchymzellen. Von den Blattspursträngen reichten die grösseren ziemlich tief in das Mark hinein. Ausserhalb der zerstreuten Erstlingsgefässe enthielten diese zahlreiche secundär entstandene Gefässe. Aus dem die Spurstränge verbindenden Interfascicularcambium hatte sich sparsames Holz gebildet, welches wenige oder gar keine Gefässe enthielt.

Querschnitte durch die zwischen den Wangen der Quetschhähne erwachsenen Theile der Internodien zeigten einen im Sinne der Druckrichtung stark abgeplatteten Umriss. Alle Theile, Oberhaut, Rinde, Leitbündelgewebe und Mark waren an den Breitseiten durchschnittlich schwächer als an den Schmalseiten entwickelt. Die Zahl der Zellen von Epidermis und Rinde wurde an den Schnitten durch sieben beliebig herausgegriffene Internodien auf 12 : 17, 13 : 16, 12 : 18, 14 : 15, 16 : 19, 16 : 19 und 17 : 16 bestimmt, wobei die erste Zahl immer der gedrückten, die zweite der freien Seite entspricht. Ein grosser Werth kommt den Einzelzahlen nicht zu, da bei dem Ineinandergreifen der Zellen an unmittelbar benachbarten Stellen Abweichungen in den Zahlen zum Vorschein kommen müssen. An dem letzten der sieben oben bezeichneten Schnitte hatte sich sogar das Verhältniss zu Gunsten der gedrückten Seite geändert.

In der Region des Leitbündelgewebes war bei Betrachtung mit schwacher Vergrösserung sofort auffällig, dass an den beiden freien Seiten die Thätigkeit des Cambiums in der Production von Holzelementen eine viel ausgiebigere war als an den gedrückten Seiten. Dafür hatten sich an den letzteren die Blattspurstränge aber entschieden mehr verbreitert. Die Vermehrung der Cambiumzellen muss sehr bald nach der Anlegung der Erstlingsgefässe erfolgt sein, da eine Gabelung der radialen Holzreihen nur selten zu beobachten war. Hierbei wird wohl auch der schon oben (p. 84) erwähnte Reibungswiderstand der gepressten Flächen an den Wangen des Quetschhahnes von Bedeutung gewesen sein. An den Uebergangsstellen von den gedrückten zu den freien Partien trat die Gabelung der Holzzellreihen dafür um so häufiger auf. Die Stellung der Reihen zum Gesammtumriss war in Folge dessen keine rechtwinkelige, sondern eine deutlich spitzwinkelige.

Auffällig war es, dass an den gedrückten Seiten, wo die Blattspurbündel in radialer Richtung schwächer entwickelt waren, das vom Interfascicular-Cambium nach innen abgeschiedene Holz verhältnissmässig stärkere Entwickelung zeigte als an den freien Seiten. Die Zahl und der Umfang der Gefässe waren durchschnittlich am grössten an den dem Quetschhahne zugekehrten Seiten. Auch die Verholzung fand ich an diesen Seiten verhältnissmässig weiter vorgeschritten. An jenen Seiten, wo die primären Leitungsbahnen in radialer Richtung an ihrer Fortbildung behindert sind,

leistet ihre Vervollständigung in tangentialer Richtung hierfür Ersatz. Vom Standpunkte des Bedürfnisses lässt sich dies leicht begreifen; damit ist aber freilich nichts für das Verständniss der wirkenden Ursachen gewonnen.

Besonders instructiv war das Verhalten der Markzellen an eingeklemmten Internodien. Ihre Verlängerung senkrecht zur Druckrichtung und die wiederholten Theilungen durch hierzu quer gerichtete Wände traten mit grosser Deutlichkeit hervor.

G. *Begonia*-Arten und *Bryophyllum calycinum.*

Die Versuche wurden in einem Warmhause des botanischen Gartens an Topfpflanzen angestellt. Sie dauerten vom 14. März bis gegen Ende April 1900. Die 21 Begonien-Sprosse und die etwa 12 *Bryophyllum*-Sprosse waren durchweg noch in lebhafter Entwickelung begriffen, als die Quetschhähne in der Mitte je eines jugendlichen Internodiums angelegt wurden.

Im Folgenden werden nur solche Internodien berücksichtigt, welche, indem sie dem steigenden Seitendrucke sich anzupassen wussten, die beiden den Wangen des Quetschhahnes anliegenden Seiten ganz allmählich abplatteten, ohne dass Zerreissungen im Innern des Gewebes eintraten. In den Fällen, wo solche stattfanden, bildete sich reichliches Wundperiderm. So verhältnissmässig einfache Beziehungen zur Druckrichtung des Quetschhahnes wie im intacten Markgewebe konnten in diesem natürlich nicht zum Ausdrucke gelangen, da die Zerrungen in den zerreissenden Geweben zu vielfachen Umsetzungen der Kraftrichtungen führen mussten, und nach den Hohlräumen hin der Druck vollständig aufgehoben war.

Die Internodien, welche unter dem Seitendrucke des vorsichtig angelegten Quetschhahnes in die Dicke gewachsen waren, wurden bei der mikroskopischen Untersuchung mit dem nächst älteren normal entwickelten Internodium desselben Sprosses verglichen. Bei den normalen Internodien wird im Folgenden die Zahl der Markzellen angegeben, welche zwischen zwei möglichst weit von einander entfernten und einander gegenüberliegenden Theilen des Leitbündelkreises eingeschaltet sind. Von den derselben Art angehörigen, unter Seitendruck erwachsenen Internodien sind zwei Werthe angegeben, von denen der eine die Zahl der in der Richtung der grössten, der andere die in der Richtung des

kleinsten Durchmessers des abgeplatteten Querschnittes eingeschalteten Markzellen bedeutet. Die Zahlen können, der Natur der Sache nach, nicht auf absolute, sondern nur auf annähernde Genauigkeit Anspruch machen.

Begonia scabrida

(Versuch vom 14. März bis 10. April 1900).

Zahl der Markzellen im grössten Durchmesser eines normalen Internodiums 72,

Zahl der Markzellen im grössten Durchmesser des nächst oberen, unter Seitendruck erwachsenen Internodiums . 85,

Zahl der Markzellen im kleinsten Durchmesser desselben Internodiums . . . . 52.

Begonia metallica

(Versuch vom 14. März bis 23. April 1900).

Zahl der Markzellen im grössten Durchmesser eines normalen Internodiums 47,

Zahl der Markzellen im grössten Durchmesser des nächst oberen, unter Seitendruck erwachsenen Internodiums . 53,

Zahl der Markzellen im kleinsten Durchmesser desselben Internodiums . . . . 38.

Begonia rigida

(Versuch vom 14. März bis 24. April 1900).

Zahl der Markzellen im grössten Durchmesser eines normalen Internodiums 59,

Zahl der Markzellen im grössten Durchmesser des nächst oberen, unter Seitendruck erwachsenen Internodiums . 65,

Zahl der Markzellen im kleinsten Durchmesser desselben Internodiums . . . . 54.

Bryophyllum calycinum

(Versuch vom 14. März bis 27. April 1900).

Zahl der Markzellen im grössten Durchmesser eines normalen Internodiums 32,

Zahl der Markzellen im grössten Durchmesser des nächst oberen, unter Seitendruck erwachsenen Internodiums . 35,

Zahl der Markzellen im kleinsten Durchmesser desselben Internodiums . . . . 29.

Von grossem Interesse ist es, dass im Marke des gequetschten Internodiums noch Theilungen stattfanden, während dieselben im Marke des nächst jüngeren und nächst älteren Internodiums desselben Sprosses bereits erloschen waren. Dies bestätigt die Wahrnehmung, die ich auch an anderen Objecten mehrfach gemacht habe, dass der Druck in gewissen Fällen den Eintritt von Zelltheilungen begünstigt, wo solche ohne seine Mitwirkung nicht mehr stattgefunden hätten.

Dass bei Sprossen von *Begonia*-Arten und von *Bryophyllum calycinum*, welche in lebhaftem Dickenwachsthum begriffen sind, unter Seitendruck die Leitbündel an den den Wangen des Quetschhahnes anliegenden Seiten sich relativ weiter von einander entfernen, während sie an den freien Seiten sich in radialer Richtung stärker entwickeln, ist nach dem für *Impatiens Balsamina* oben Gesagten verständlich.

H. *Peperomia incana*,

das ich wegen seines saftstrotzenden Grundgewebes zu ähnlichen Versuchen wie die vorher beschriebenen gewählt hatte, gab keine so günstigen Resultate. Die zwischen den Wangen der Quetschhähne in die Dicke gewachsenen jungen Internodien erwiesen sich bei der Untersuchung von einer grossen Zahl innerer Risse durchsetzt, welche zu reichlicher Bildung von Wundperiderm Veranlassung gegeben hatten. Die Zellen desselben zeigten sehr deutlich reihenförmige Anordnung. In den Reihen, welche selten geradlinig, meist unregelmässig gekrümmt waren, standen die Theilungswände annähernd senkrecht zum Längsverlauf.

I. *Nuphar luteum*.

Die Blüthen- und Blattstiele dieser Art sind der Länge nach von Luftkanälen durchzogen, welche im regelmässigsten Falle im Querschnitte sechsseitig sind. Die Wände, welche zwei benachbarte Kanäle von einander trennen, werden von einschichtigen Mauern von Zellgewebe gebildet. Im Querschnitte bestehen diese meist aus 2—4 Zellen; an den Kanten, wo drei Kanäle zusammentreffen, befindet sich gewöhnlich eine im Querschnitte sechsseitige Zelle; doch treffen hier gelegentlich auch drei Zellen zusammen. Die

Darstellung, welche Frank[1]) von dem Entwickelungsgange dieser Luftkanäle gegeben hatte, legte mir die Vermuthung nahe, dass bei der Streckung und dem Aufbau der einschichtigen Zellgewebsmauern, deren Zellwände sämmtlich senkrecht auf den Aussencontouren des Kanales stehen, ein von aussen auf das Innere geübter Zug ursächlich betheiligt sein möchte. Die von mir an jungen Blattstielen festgestellte Gewebespannung entspricht dieser Voraussetzung. Frische, unter Wasser hergestellte Querschnitte, welche in einem grossen Wassertropfen auf dem Objectträger halbirt wurden, zeigten deutliche Concavität der einander zugekehrten Halbirungsschnittflächen.

K. *Ampelopsis quinquefolia* und *Vitis vinifera*.

Anfang August wurden Klemmschrauben an je 10 kräftigen Sprossen angelegt, an welchen die Holzbildung schon mehr oder weniger weit fortgeschritten war. Die Wangen der Klemmschrauben waren der Foliationsebene parallel gerichtet. Die den Wangen des Quetschhahnes benachbarten Partien des Leitbündelringes waren, wie man sich leicht überzeugen kann, schon ursprünglich ein wenig hinter den anderen Partien in der Entwickelung zurückgeblieben.

Beim Fortgange des Dickenwachsthums unter einem sich steigernden Seitendrucke traten die Differenzen im Zuwachs des Holzkörpers noch erheblich mehr hervor. An den beiden den Druck aufnehmenden Seiten, welche in radialer Richtung erheblich zurückblieben, fand dafür stärkere Verbreiterung durch Einschieben antikliner Wände im Cambium statt, weniger im mittleren Theil (— hier war offenbar der Reibungswiderstand ein zu beträchtlicher —) als an den Flanken, wo die gedrückten in die freien Seiten übergingen. An den letztbezeichneten Stellen war der Verlauf der Holzreihen im Neuzuwachs ein sehr schiefer geworden. In einigen Fällen wurde sogar bajonettförmige Knickung der Holzreihen beobachtet. Der Reibungswiderstand war an diesen Stellen offenbar durch das Breitenwachsthum stossweise überwunden worden.

1) Beiträge zur Pflanzenphysiologie, 1868, p. 150.

L. Sprengung und Ergänzung des mechanischen Ringes (*Aristolochia Sipho*, *Pelargonium zonale* und *Fagus silvatica*).

Wie Schwendener[1]) zeigte, kommt es bei den Dikotyledonen nicht gar selten vor, dass der Leitbündelkreis von einem Hohlcylinder mechanischen Gewebes (Bast) umschlossen ist, welcher im Verlaufe des weiteren Dickenwachsthumes gesprengt und durch Zuwachs von den benachbarten zartwandigen Geweben her ergänzt wird[2]). Da frühere Beobachter[3]) es unentschieden gelassen hatten, ob das in die Lücken sich eindrängende Parenchym bei der Zertrümmerung des Hohlcylinders activ thätig ist, oder ob es die auf andere Weise entstandenen Lücken nur nachträglich ausfüllt, so habe ich auf diesen uns nahe interessirenden Punkt mein besonderes Augenmerk gerichtet.

Wenn, wie für *Aristolochia Sipho* angegeben wurde[4]), die entstehenden Rissstellen von Anfang an von den meristematischen Nachbarzellen immer so vollständig ausgefüllt würden, dass auch nicht die kleinste Lücke sichtbar ist, so würde dies entschieden für eine active Rolle der sich seitwärts eindrängenden Fortsätze sprechen. Doch stimmen meine Beobachtungen hiermit nicht überein. Solche Fälle wie sie in Fig. 8 auf Taf. I für *Pelargonium* und in Fig. 5 auf Taf. II für *Aristolochia Sipho* abgebildet sind, fand ich nicht gar selten. In der erstbezeichneten Figur war eine der mechanischen Zellen nach rechts und links von ihren Nachbarinnen abgesprengt worden, ohne dass die nach aussen und innen angrenzenden zartwandigen Zellen sich schon in die Lücken hineingewölbt hätten. Beide Zellen haben aber, nachdem sie sich, dem auf sie geübten Zuge folgend, in tangentialer Richtung gestreckt hatten, je eine antikline Theilung erfahren. In Fig. 5 auf Taf. II befindet sich der erheblich mächtigere mechanische Hohlcylinder von *Aristolochia Sipho* an seiner Aussenseite soeben im Beginne seiner Spaltung. Die Wirkung des von den zartwandigen

---

1) Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotylen, 1874. p. 143.

2) Von neuern Untersuchungen vergl. besonders: E. Schwabach (Botan. Centralbl. LXXVI, 1898, p. 353 ff.), H. Devaux (Mém. de la Soc. des sc. phys. et nat. de Bordeaux, 5me série, t. V, 1899, p. 47 ff.), C. H. Schellenberg (Festschr. f. Schwendener, 1899, p. 1 ff.), Vöchting (Jahrb. f. wiss. Botan., XXXIV, 1899, p. 42 ff.).

3) Vergl. besonders E. Schwabach, l. c., p. 355.

4) E. Schwabach, l. c., p. 355.

Nachbarzellen aufgenommenen Zuges spricht sich deutlich in den bei *b* und *c* stattgefundenen antiklinen Theilungen aus. Von der nächstbenachbarten zartwandigen Zelle hat sich erst ein kurzer Fortsatz in den klaffenden Riss hineingewölbt. In diesen, ebenso wie in den in Fig. 7 auf Taf. I bei *a* dargestellten und ähnlichen von mir beobachteten Fällen war es nach der Form des Fortsatzes und der Spalte ausgeschlossen, dass letztere sich erst bei Herstellung des Präparates in Folge einer durch das Messer ausgeübten Zerrung vergrössert habe.

Ist der zartwandige Fortsatz in einen Spalt eingedrungen, so scheint er sofort mit seinen Seitenwänden zu verwachsen und sich nicht intercalar, sondern nur am Ende zu verlängern. In keinem der Querschnitte, wo ich versuchte, die Füllzellen durch Auseinanderziehen der benachbarten Gewebepartien mittels zweier Nadeln unter dem Mikroskop zu isoliren, ist mir dies in befriedigender Weise gelungen. Stets zerrissen die zarten Membranen eher, als dass sie sich von den dicken Wänden ihrer Nachbarinnen hätten abtrennen lassen. Die innige Verwachsung hat zur Folge, dass die mit fortschreitender Verdickung des umschlossenen Leitbündelkreises sich vollziehende Erweiterung der Risse im mechanischen Hohlcylinder auf die vorher schmalen Füllzellen in tangentialer Richtung einen starken Zug ausübt. Dem in diesem Sinne inducirten Wachsthume folgen dann unmittelbar antikline Theilungen (Fig. 7 bei *d*, Taf. I). Ist, wie dies in Folge örtlicher Verhältnisse nicht selten vorkommt, der auf die Füllzellen geübte Zug nicht genau tangential, sondern mehr oder weniger schief gerichtet, so sind die Scheidewände entsprechend gegen den Radius geneigt.

Wäre das zartwandige Füllgewebe bei Herstellung der Risse im mechanischen Hohlcylinder activ betheiligt, müssten seine Zellen also einen auf ihm lastenden Druck überwinden, so würden die in ihm entstehenden Theilungswände nicht vorwiegend antiklin, sondern periklin sein.

Bei *Fagus silvatica*[1]) beginnt die Zertrümmerung der halbmondförmigen Gruppen von Bastzellen, welche je einem Leitbündel angehören und durch die in der Verlängerung der Markstrahlen liegenden Gruppen von Steinzellen zu einem geschlosssenen Ringe zusammengehalten werden, häufig schon in einjährigen Zweigen und schreitet unter Einschiebung zartwandiger, den Rissen benachbarter

1) Vergl. Devaux, l. c., p. 3.

Parenchymzellen, welche der Sklerose unterliegen, rasch vorwärts. Auch hier konnte ich in einer Anzahl von Fällen feststellen, dass die Bildung der Risse das Primäre, und das Hineinwachsen dünnwandigen Parenchyms das Secundäre ist.

M. Der Einfluss des tangentialen Zuges auf die Entwickelung der primären Rindengewebe,

für den im Vorstehenden einige Beispiele gegeben wurden, wird sich auch an alten Stämmen überall da nachweisen lassen, wo, wie bei der Rothbuche, das primäre Periderm dauernd thätig bleibt, also keine Borkenbildung eintritt. Dass die Wirkung dieses Zuges sich schon sehr frühzeitig äussern kann, zeigt Fig. 6 auf Taf. I, welche einen kleinen Theil des epikotylen Gliedes einer Keimpflanze von *Galinsoga parviflora* im Querschnitte darstellt. An verschiedenen Stellen sieht man ausserhalb des Leitbündels in die tangential gestreckten Rindenzellen antikline Theilungswände eingefügt.

N. Die Markstrahlen von *Salix purpurea* und von *Aesculus Hippocastanum*.

Die beiden in der Ueberschrift genannten Arten gehören zu denjenigen Holzgewächsen, deren Markstrahlen im Holzkörper typisch einschichtig sind. Eine Verdoppelung der einschichtigen Zellplatten in ihrem mittleren Theile gehört zu den grössten Seltenheiten (Fig. 1 und 2, Taf. II).

Es schien mir von grossem Interesse, zu untersuchen, ob die Wirkung des Druckes diese angeborene Neigung zu überwinden vermöge, d. h. ob bei Anlegung eines Quetschhahnes, welcher das Dickenwachsthum in der einen Richtung hindert, in der darauf senkrechten dagegen begünstigt, die in der Richtung des Druckes verlaufenden Markstrahlen sich künstlich zu mehrschichtigen machen lassen würden.

Die zu den Versuchen gewählten 10 *Salix*-Zweige waren einjährig. Die Quetschhähne wurden Anfang April 1900 in der Mitte je eines Internodiums angelegt und die Druckstelle sammt den benachbarten Partien im darauffolgenden November untersucht.

An den gedrückten Seiten waren meist nur wenige Holzlagen gebildet worden, während in der darauf senkrechten Richtung eine

sehr erhebliche Verdickung stattgefunden hatte. Der Zweig-Querschnitt war in Folge dessen rechteckig, mit abgerundeten Ecken. In der Mitte der Langseiten war durch den Reibungswiderstand, welchen die beiden gedrückten Seiten an den Wangen des Quetschhahnes erfuhren, das Breitenwachsthum stellenweise gehindert, und es zeigte in Folge dessen der Verlauf der Markstrahlen auf den Querschnitten viele Unregelmässigkeiten. An den Flanken der gedrückten Flächen war das Breitenwachsthum stärker, und es trat die Abweichung von der radialen Richtung regelmässiger und klarer hervor.

Während die Markstrahlenzellen an den beiden freien Seiten im ganzen ebenso schmal in tangentialer Richtung waren, wie an normalen Zweigen, zeigten sie sich an den gedrückten Seiten gewöhnlich stärker verbreitert. Doch waren sie auch hier fast durchweg einschichtig. Nur in wenigen Fällen konnte ich feststellen, dass ein in seinem inneren Theile einfacher Markstrahl weiter auswärts zweischichtig geworden war. Dafür hatten sich aber vielfach neue Markstrahlen gebildet und zwischen die älteren nach aussen hin eingeschoben. Leider musste ich mich bei Beurtheilung dieser Verhältnisse meist an Querschnitte halten, weil bei dem sehr unregelmässigen Verlaufe der meisten Markstrahlen an den gequetschten Seiten es selten gelang, Längsschnitte zu erhalten, an denen sie genau senkrecht getroffen waren.

Von *Aesculus Hippocastanum* standen mir etwa 20 einjährige Bäumchen zur Verfügung, welche ebenfalls Anfang April 1900 auf mittlerer Stammhöhe mit Quetschhähnen versehen waren. Der Erfolg der Versuche entsprach vollständig dem bei *Salix purpurea* gewonnenen. Die Verbreiterung der Markstrahlzellen trat hier fast noch stärker hervor. Eine Verdoppelung der einschichtigen Markstrahlen kam hier ebenfalls sehr selten zur Beobachtung, wenn auch im ganzen vielleicht ein wenig häufiger als bei *Salix* (Fig. 3 und 4, bei *a*, *b*, *c*, Taf. II). Die eine der aus der Spaltung des einschichtigen Markstrahles hervorgegangenen Zellschichten hatte auf dem Querschnitte zuweilen die charakteristische Tüpfelung der Markstrahlzellen verloren, war also offenbar zu den langgestreckten Holzelementen übergegangen.

In einigen Fällen wurde beobachtet, dass ein Markstrahl, nachdem er sich an der gepressten Seite verdoppelt hatte, im weiteren nach auswärts gerichteten Verlaufe wieder zu einem einfachen wurde, bevor er das Cambium erreichte (Fig. 3 bei *b*, Taf. II).

Die Verdoppelung war also wahrscheinlich nicht im Cambium selbst, sondern erst in der Region des Jungholzes erfolgt. Eine andere Möglichkeit wäre die, dass zwei übereinanderliegende Stockwerke einschichtiger Markstrahlzellen sich verlängert hatten und schief aneinander vorbeigewachsen waren, wodurch auf dem Querschnittsbilde zwei Schichten hervortreten mussten.

Aus den mitgetheilten Thatsachen ergeben sich folgende Resultate:

1. Die Spannungen innerhalb entwickelungsfähiger Pflanzentheile, welche auf die einzelne Zelle als Zug und Druck wirken, sind wesentlich mitbestimmend für die Richtung des überwiegenden Wachsthums der Zellen und für die Orientirung ihrer Theilungswände. Das Wachsthum wird, soweit nicht andere Kräfte entgegenwirken, im Sinne des Zuges und senkrecht zur Richtung des Druckes gefördert. Bei Zelltheilungen suchen sich die Scheidewände in die Richtung des Druckes und senkrecht zur Richtung des Zuges zu stellen.

2. Die entgegenwirkenden Kräfte sind theils äussere, theils innere. Unter den äusseren spielen die mechanischen Widerstände, welche gewisse Gewebe und Pflanzenorgane (z. B. Stengel der Lianen, Bodenwurzeln etc.) beim Wachsthum in die Länge und in die Dicke zu überwinden haben, eine besonders wichtige Rolle. Doch kann, wie die keimenden *Equisetum*-Sporen zeigen, auch das Licht für die Stellung der Scheidewand in hohem Maasse mitbestimmend sein. In wieweit auch andere Kräfte (z. B. die Schwerkraft) die Intensität des Wachsthums und die Richtung der Theilungswände in bestimmtem Sinne beeinflussen, bedarf im einzelnen noch genauerer Untersuchung.

Als „innere Kräfte“ bezeichne ich den der einzelnen Pflanzenart durch Erblichkeit vorgeschriebenen Entwickelungsgang.

3. Dass diese „inneren Kräfte“ die Wirkungen von Zug und Druck zu überwinden vermögen, zeigen die bei beginnender Peridermbildung in der Initialschicht stattfindenden ersten periklinen Theilungen, denen weitere folgen, obschon der Stamm sich fortdauernd verdickt und obschon sein innerer Theil auf die Phellogenzellen in radialer Richtung in vielen Fällen einen gewiss sehr beträchtlichen Druck ausübt. Dasselbe gilt von den periklinen Theilungen im Cambium der Coniferen und Dikotyledonen. Hier

bedarf es, wie wir gesehen haben, erheblicher Druckkräfte, um die periklinen Theilungen zu sistiren und antikline an ihre Stelle treten zu lassen.

4. Auch darin spricht sich der grosse Einfluss der Erblichkeit aus, dass die einschichtigen Markstrahlen im Holze von *Salix* und *Aesculus* trotz der bei starkem, radialem Drucke in den Cambiumzellen zahlreicher stattfindenden antiklinen Theilungen nur in Ausnahmefällen im Verlaufe des weiteren Entwickelungsganges zweischichtig werden.

5. Von grossem Interesse ist es, dass im Marke von *Impatiens Balsamina* an seitlich gedrückten Stellen solcher Internodien noch Zelltheilungen stattfinden, wo sie weiter aufwärts und weiter abwärts schon erloschen waren. Es geht hieraus hervor, dass durch Druckkräfte der Eintritt von Zelltheilungen unmittelbar begünstigt wird.

Meinen Assistenten, den Herren Dr. Kolkwitz und Dr. Seckt, welche eine Anzahl der oben beschriebenen Versuche mit *Spirogyra* ausgeführt haben, und von denen der letztgenannte die meisten Figuren der beiden Tafeln gezeichnet hat, sowie Herrn Dr. Nordhausen, dem ich für die Anstellung der Versuche mit den *Fucus*-Eiern verpflichtet bin, spreche ich hierdurch meinen herzlichen Dank aus.

Figuren-Erklärung.

Tafel I.

Figg. 1—5. Befruchtete Eier von *Fucus vesiculosus*, welche unter dem Drucke zweier aneinandergepresster, paralleler Glasplatten in Keimung übergegangen sind. Bei Fig. 1 hat sich das Rhizoïd-Ende schon vor Auftreten der ersten Theilungswand hervorgestülpt. Bei Figg. 3—5 tritt eine Polarität trotz der Vielzelligkeit äusserlich noch nicht hervor. 230 mal vergr.

Fig. 6. Querschnitt durch das epikotyle Glied einer jungen Pflanze von *Galinsoga parviflora*. In der Rinde beginnen in Folge der tangentialen Streckung der Zellen sich an verschiedenen Stellen antikline Theilungswände einzufügen. 185 mal vergr.

Fig 7. Querschnitt durch den mechanischen Ring und die angrenzende Rinde eines etwas mehr als einjährigen Internodiums von *Aristolochia Sipho*. Der mechanische Ring ist an drei Stellen gesprengt. Bei *a* wächst eine Zelle der zartwandigen Aussenrinde soeben in die vor kurzem entstandene Lücke des mechanischen Ringes hinein. Bei *b* und *c* ist eine etwas weitere Lücke von einer zarten, von aussen her vorgedrungenen Zellreihe ausgefüllt. Bei *c* hat sich diese Reihe durch einen engen Spalt zwischen zwei

mechanischen Zellen Bahn gebrochen und ist in die weiteste Spalte vorgedrungen, wo sie sich nach anfänglicher Verbreiterung zugespitzt hat. Der grössere Theil der weitesten, mittleren Spalte wird von den Nachkommen einer ursprünglichen Zellreihe ausgefüllt, deren Glieder seitlich festgewachsen sind und in Folge des in tangentialer Richtung auf sie geübten Zuges sich wiederholt in antikliner Richtung getheilt haben. 304 mal vergr.

Fig. 8. Stelle eines Querschnittes durch ein Internodium von ***Pelargonium zonale***, an welcher der mechanische Ring soeben gesprengt wurde. Die mechanische Zelle bei *a* hat sich nach rechts und links von ihren Nachbarinnen getrennt. Die nach aussen und innen ihr benachbarten zartwandigen Zellen sind noch nicht in die Lücke hineingewachsen; sie haben sich vielmehr in Folge des auf sie geübten Zuges in tangentialer Richtung gestreckt und haben eine antikline Theilung erfahren. 135 mal vergr.

Fig. 9. Sprengungsstelle des mechanischen Ringes auf einem Querschnitte durch ein Internodium von ***Pelargonium zonale***. Das zartwandige Füllgewebe hat sich im vorliegenden Falle wahrscheinlich von aussen (in der Figur von oben) her eingeschoben. Bei *a* befindet sich die Endzelle des ursprünglichen Zellfadens. Im basalen (in der Figur oberen) Theile desselben haben sich schon mehrere antikline Theilungswände gebildet. 185 mal vergr.

Tafel II.

Fig. 1. Theil eines Querschnittes durch den zweiten Jahresring eines normalen, zweijährigen Stämmchens von ***Aesculus Hippocastanum***. Bei *a* befindet sich das Cambium. Alle Markstrahlen sind einschichtig. 185 mal vergr.

Fig. 2. Theil eines tangentialen Längsschnittes durch den zweiten Jahresring eines normalen zweijährigen Stämmchens von ***Aesculus Hippocastanum***. Alle Markstrahlen sind einschichtig. 185 mal vergr.

Fig. 3. Theil eines Querschnittes durch den zweiten Jahresring eines zweijährigen Stämmchens von ***Aesculus Hippocastanum***, welcher unter dem Seitendrucke eines Quetschhahnes erwachsen war. Der Schnitt ist der einen derjenigen beiden Seiten entnommen, welche den Druck aufgenommen hatten. Bei *a* ist die Grenze zwischen Holz und Cambium. Bei *b* hat sich ein Markstrahl im Holze verdoppelt. 185 mal vergr.

Fig. 4. Theil eines tangentialen Längsschnittes durch den zweiten Jahresring eines zweijährigen Stämmchens von ***Aesculus Hippocastanum***, welcher unter dem Seitendrucke eines Quetschhahnes erwachsen war. Der Schnitt ist der einen der beiden Seiten entnommen, welche den Druck aufgenommen hatten. 185 mal vergr.

Fig. 5. Querschnitt durch die Rinde eines etwas mehr als einjährigen Internodiums von ***Aristolochia Sipho*** mit einem im Beginne der Sprengung befindlichen mechanischen Ringe. Bei *a* wächst eine Zelle der zartwandigen Aussenrinde in die Lücke des mechanischen Ringes hinein. Bei *b* hat sich dieselbe Zelle, welche sich in Folge des auf sie geübten Zuges in tangentialer Richtung gestreckt hat, durch eine antikline Wand getheilt. Bei *c* ist eine ebensolche antikline Wand in der nächst äusseren Zelle entstanden. 350 mal vergr.

Der Ursprung des peripherischen Stammgewebes.

Von

Friedrich Tobler.

Mit 13 Zinkätzungen.

Die Morphologie ist gewohnt, „Stamm" und „Blatt" scharf von einander zu scheiden. Indess, die Entwickelungsgeschichte zeigt uns, dass das Blatt aus dem Stammscheitel entsteht, später freilich eine selbstständigere Stellung einnimmt. Seine Entstehung einerseits, seine äussere Abgliederung andererseits veranlassen eine nähere Untersuchung der Grenze von Stamm und Blatt. Während die äussere Abgliederung die Grenze in den Blattwinkel zu legen scheint, bereitet die entwickelungsgeschichtliche Untersuchung der Frage grössere Schwierigkeiten.

Es liegt nahe, beim ersten Auftreten der Blattanlage am Stammscheitel bereits die Trennung von „Stamm" und „Blatt" vorzunehmen. Das Blatt wird zunächst nur durch die bekannte, nicht selten uhrglasförmige Protuberanz dargestellt.

Weiter aber müssen wir alles, was aus dieser Protuberanz entsteht, als zum Blatte gehörig, als Product des Blattes bezeichnen.

In vielen Fällen ist nun zwischen den jungen Blattanlagen in ausgedehntem Maasse Contact vorhanden, sodass in der Scheitelregion Gewebepartien aneinander stossen, die verschiedenen Blättern zuzuweisen sind. Sowie aber zwischen den Blättern in bestimmter Richtung kein Contact zu Anfang besteht, oder der anfangs bestehende aufgehoben ist, so nennen wir die in der Lücke auftretende Partie morphologisch „Stamm". Die Entwickelungsgeschichte erklärt diese Erscheinung so, dass die Blattanlagen durch die Streckung des Stammes, an dem sie sich, ihn anfangs mehr oder weniger bedeckend, befinden, auseinander geschoben worden sind. Auf diese Weise kommt der Stamm selbst erst in

den jüngsten Internodien wieder zum Vorschein. Die durch diesen Streckungsprocess entstandenen Ansatzstellen der Blätter an das Internodium werden wir als die Grenze zwischen Stamm und Blatt bezeichnen, dementsprechend auch die in den Internodien auftretenden Gewebe als genetisch zum Stamme gehörig ansehen.

Diese letzte Folgerung ist indess keineswegs so allgemein anerkannt, wie die angedeutete Differenzirung zwischen Stamm und Blatt.

Freilich ist auch behauptet worden, dass ein Stamm überhaupt nicht existire, dass er nur aus den verwachsenen Blättern bestehe. Diese Ansicht hat z. B. F. Delpino[1]) vertreten und daraus auf einen so innigen Zusammenhang der Gewebe des Blattes und des sog. Stammes geschlossen, dass eine mechanische Beeinflussung der Blattstellung unmöglich sei, ein Schluss, der dem Autor zur Basis seiner Blattstellungslehre dient. Indess wird dieser Anschauung, die im wesentlichen der älteren Theorie C. Gaudichaud's[2]) entspricht, wohl kein grosses Gewicht beizulegen sein. Directe Beweise hat noch niemand dafür zu erbringen vermocht.

Von grösserem Gewichte haben sich indess mehrfach ausgesprochene Behauptungen erwiesen, nach denen die Existenz eines Stammes zwar unbezweifelt bleibt, die Oberfläche der Internodien aber nicht als stammbürtig gilt. Vielmehr soll die freie Stammoberfläche überhaupt nicht mehr sichtbar, sondern durch eine blattbürtige Schicht verdeckt sein. Wir kennen einen solchen Process an *Chara*, den A. Braun[3]) beschrieben hat. Es handelt sich dabei um Zellfäden, die aus den Basilarzellen der Seitenachsen am Knoten hervorsprossen und die Internodialzelle fest umschliessen, so dass aus ihnen die „Rinde“ gebildet wird.

An ganz verschiedenen Objecten wird nun, obwohl etwas Aehnliches nicht sichtbar ist, von Autoren von „Berindung“ gesprochen, die das Blatt am Stamme vollziehe, die betreffende Gewebeschicht als berindende Partie des Blattes bezeichnet. Und so soll im Folgenden diese Anschauung „Berindungshypothese“ genannt werden.

1) F. Delpino, Teoria generale della filotassi, 1881, p. 174 f.

2) C. Gaudichaud, Recherches sur l'organographie et la physiologie des végétaux, 1841.

3) A. Braun, Richtung der Saftströme in den Zellen der Characeen, p. 231, Monatsber. d. Berl. Akad., 1852, 17. Mai.

W. Hofmeister[1]) macht darauf aufmerksam, dass die meisten jungen Blätter „rascher an Breite zunehmen als die sie tragende Stengelzone an Umfang". In Folge dessen erscheint die Blattbasis einige Zeit nach dem Hervortreten der Anlage meist über einen grösseren Bruchtheil der Peripherie der Achse ausgedehnt als anfangs. So soll eine Berindung des Achsenumfangs durch die Schichten des Blattgewebes zu Stande kommen. Den Ausgangspunkt für diese in ihrer Begründung lückenhafte Anschauung bildet für Hofmeister die Entdeckung Braun's an *Chara*, die ich oben erwähnte. An den Equisetaceen glaubt Hofmeister selbst Aehnliches bemerkt zu haben. Und hieraus schliesst er, dass der Berindungsprocess wohl auch „bei den meisten Phanerogamen" zur Bildung „eines Mantels von mehreren Zellschichten" auf dem Stamme führe. Aeusserlich sieht er ein Anzeichen dieser Erscheinung in Längsleisten und Blattkissen am Stamme, die durch „ein in der Mittelgegend besonders starkes Dickenwachsthum" der Blattbasen zu Stande kommen. Als Beispiele hierfür dienen *Polytrichum*, *Casuarina* und *Pinus*. An einer anderen Stelle hat Hofmeister[2]) ebenfalls die Anwendbarkeit seiner Berindungstheorie „auf die Mehrzahl der höheren Pflanzen" zum Ausdruck gebracht. Es sind für Phanerogamen bei ihm aber offenbar keine Grundlagen der Theorie und überhaupt keine eigenen Untersuchungen vorhanden, die eine solche Verallgemeinerung gestatten.

An Hofmeister's Auffassung schliesst sich eng L. J. Čelakovský in seiner jüngst erschienenen Arbeit über „die Gliederung der Kaulome" an[3]). Er nimmt darin als wesentliches Moment zur Entscheidung der Frage, ob Knoten und Internodium eine Einheit bilden, die ihm von Hofmeister als bewiesen geltende Thatsache an, dass „das Internodium von der sich mitstreckenden Basis der Blattanlage berindet wird"[4]). Diese Annahme, für die ein Object nicht genannt ist, bezieht sich bei dem Autor aber in dieser Ausdehnung nur auf die Stengel mit völlig umfassenden Blättern. Für die Blätter dagegen, die „bei spiraliger Stellung nur einen

1) W. Hofmeister, Vergleichende Morphologie der Gewächse (Lehrb. d. physiol. Botan., I. 2) 1868, p. 520.

2) W. Hofmeister, Referat über: „K. G. Stenzel, Untersuchungen über Bau und Wachsthum der Farne, II. N. A. A. L. C. 28, 1861." Flora 1863, p. 173.

3) L. J. Čelakovský, Die Gliederung der Kaulome. Botan. Zeitung, Originalabh. 1901, p. 79.

4) l. c., p. 81.

Theil der Achsenperipherie" einnehmen, gilt es, wie Čelakovský meint, „als allgemeinste Regel, dass ihre Anlagen ohne merkliche Zwischenräume dicht übereinander stehen, deren Basen, mit dem inneren Gewebe des Stengels sich streckend, die sich bildenden Internodien wiederum berinden" [1]). Endlich wird bei den quirligen Blattstellungen noch auf *Equisetum* hingewiesen, wo „die Blattspuren in einen Stengelmantel vereint erscheinen" [2]). Die im übrigen theoretische Untersuchung Čelakovský's, die eigene Beobachtung in der Frage der Berindung nicht giebt, steht ganz auf Hofmeister's Anschauung, steht und fällt mit dieser, so dass es eignen Eingehens auf sie nicht mehr bedürfen wird.

Zu einem ähnlichen Schlusse von grosser Allgemeinheit, wie Hofmeister's, ist auch H. Potonié gekommen [3]) [4]). Ohne Hofmeister zu erwähnen, geht seine Begründung von paläontologischem Material aus. Die Funde an Sigillariaceen, vom Carbon bis zum Buntsandstein, sollen alle Uebergänge darbieten von kleinen Blattbasen bis zu solchen, die den ganzen Stamm bedecken und ihn demnach berinden. Der Stamm selbst, das „Urkaulom," ist nicht mehr sichtbar, er ist phylogenetisch von den Blattbasen („dem Perikaulom") bedeckt worden.

Von recenten Objecten führt Potonié [5]) des Weiteren zunächst die Farne an; er meint dabei die bekannte Thatsache, dass an Stämmen von *Aspidium Filix mas* Sw. (nach Hofmeister?) die Blattbahnen bisweilen so eng um den Stamm gedrängt liegen, dass sie seitlich miteinander verwachsen und so die freie Stammoberfläche dem Auge des Beobachters entziehen.

Als ferneres Beispiel dienen die Gramineen, deren frühzeitige Scheidenbildung das Auftreten freier Stammoberfläche verhindern soll. Endlich ist noch als Typus der äusserlich die Berindung zeigenden höheren Pflanzen *Spiraea opulifolia* genannt, die sich durch lange Blattscheiden auszeichnet. Auf Grund aller dieser Objecte scheint es Potonié nun bei den höheren Pflanzen die Regel zu sein, dass die Stämme „in ihren peripheren Theilen Blattnatur" haben.

1) l. c., p. 82.

2) l. c., p. 83.

3) H. Potonié, Lehrbuch der Pflanzenpaläontologie, 1899, p. 245 f.

4) H. Potonié, Die Metamorphose der Pflanzen im Lichte paläontologischer Thatsachen, 1898, p. 20 ff.

5) Lehrb. p. 246, Anmerkung.

Eine weniger weite Verbreitung beansprucht Jost[1]) für jene Berindungserscheinungen, die er an *Abies Pinsapo* und *Pinus* annimmt. Es ist aber von Bedeutung, dass er die Blattpolster durch Ausläufer auch nach oben den Stamm berinden lässt, so dass „gar keine freie Stengeloberfläche vorhanden ist“. Später treten die haftscheibenartigen Polster in Ueberwölbungscontact und sind kaum mehr kenntlich. Von anderen Pflanzengruppen 'gleichen Verhaltens nennt Jost die Farne, Cycadeen und fossile zwischen den Farnen und Gymnospermen stehende Formen. Der von ihm gebrachte Hinweis auf Eichler[2]) ist insofern verfehlt, als dieser ein Herunterlaufen der Coniferenblätter nur in dem Maasse als vorkommend zugiebt, dass bisweilen zuletzt „keine freie Stengeloberfläche mehr übrig bleibt,“ nicht aber ihr Vorkommen im Jugendzustande leugnet.

Von Jost werden wir hingewiesen auf die kritischere Beurtheilung der „Berindungs“-Vorgänge, wie wir sie bei Göbel[3]) finden. Göbel hebt auf Grund der Studien an Scheiteln zunächst hervor, dass die Blätter „Auswüchse der Rindensubstanz des Stammvegetationspunktes“ darstellen. Aber nicht eine jede sich wie eine Blattanlage aus dem Scheitel hervorwölbende Partie braucht ein „Blatt“ zu werden, die auf diese Weise entstehenden Stammflügel bei *Ammobium alatum* R. Br. (Compositae) hält Göbel als Blätter, obwohl sie diese vertreten, noch für „zu wenig individualisirt“. Bei diesen „Lappen am Stamm“ hätten wir es also mit echten Gewebepartien des Stammes zu thun, in den sie ihrer Entwickelung gemäss auch direct übergehen. Bei gleicher Entwickelung haben wir bei den Blättern selbst natürlich auch einen directen Uebergang. Wo nun die Grenze zwischen „Stamm“ und „Blatt“ gezogen werden soll, darüber äussert sich Göbel nicht, obwohl er für ein näher untersuchtes Object, die Equisetaceen, die blattbürtige Natur der Stammepidermis nachgewiesen zu haben glaubt. Dieser Nachweis, oder vielmehr die zu der Sachs'schen Figur des Equisetenscheitels gegebene Erklärung, ist indess keineswegs überzeugend. Nach ihrer äusseren Abgliederung und ihrer

1) L. Jost, Die Verschiebung seitlicher Organe durch ihren gegenseitigen Druck. Botan. Zeitung 1899, p. 217 f.

2) A. W. Eichler, Die Coniferen in: Engler und Prantl, natürliche Pflanzenfamilien, Bd. II, Abth. 1, 1889, p. 31 f.

3) K. Goebel, Vergleichende Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane (Schenk, Handbuch der allg. Botanik) 1884, p. 211—212.

Richtung im Verhältniss zu der des Stammes erscheinen die von Göbel als „deutliche Theile der Stammrinde“ aufgefassten Blattpartien vielmehr als Theile der Blattspreite, ausserdem zeigt eine zwischen der ersten und zweiten Blattanlage einfach, zwischen der zweiten und dritten schon getheilt auftretende Zelle das entstehende Internodium durch Lage und Richtung der Aussenfläche an. Zu dem ferneren Object der Göbel'schen Untersuchung, den Moosen, die auch eine Berindung erkennen lassen sollen, muss ich eine gleiche Stellung wie zu dem Falle der Equisetaceen einnehmen; Göbel schliesst sich hier eng an Leitgeb an, aus dessen Arbeit er auch die Figur von *Fontinalis antipyretica* entnimmt. Leitgeb[1]) ist nun allerdings der Meinung, dass „das Stämmchen bei *Fontinalis* seiner ganzen Höhe nach in seinen äusseren Theilen aus verwachsenen Blattbasen besteht,“ aber, wie er hinzufügt, nur wenn man die von ihm vorher ausgeführte Auffassung der „ersten Blattwand“ theilt. Diese Auffassung kann übrigens ihre Geltung allein haben, wenn man an der ausserordentlichen Bedeutung der Scheitelzelle für die Blattbildung festhält. Auf die näheren Verhältnisse bei den Equisetaceen und Moosen werde ich später einzugehen haben.

Bemerkenswerth bleibt bei Göbel aber namentlich, dass er nicht allein sich der Annahme einer allgemeineren Gültigkeit der Berindungstheorie, von den Equisetaceen ausgehend, enthält, sondern auch im Hinblick auf *Ammobium alatum* R. Br. sich zu dem gebräuchlichen Ausdruck der „herunterlaufenden Blätter“ äusserst skeptisch verhält. Er erinnert an *Carduus*, *Symphytum* und die dort vorkommenden Auswüchse am Stengel, „die sich direct an die Blätter ansetzen («*folia decurrentia*»), ein Ausdruck, der den hierbei stattfindenden, übrigens entwickelungsgeschichtlich noch näher zu untersuchenden Vorgang nicht präcis bezeichnet“. Speciell hierauf will ich im weiteren Verlaufe dieser Arbeit noch zurückkommen.

Bei der oben genannten Untersuchung von H. Leitgeb möchte ich aber auch ausser der bei Göbel herangezogenen Stelle noch verweilen. Leitgeb erwähnt auch die „Moosstudien“ von G. P. Lorenz[2]). Dort ist aber aus dem Texte ebensowenig wie

1) H. Leitgeb, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane. I. Wachsthum des Stämmchens von *Fontinalis antipyrctica*. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. zu Wien, LVII, Abth. 1, 1868, p. 5 und 6.

2) G. P. Lorenz, Moosstudien I, 1864.

aus der Figur 21, auf Tafel I, zu entnehmen, wie die erste Wand an jüngsten Anlagen aussieht; wohl aber ist zu erkennen, dass sie in mehrzelligen Anlagen keine Zellen des Stammes als zum Blatte gehörig abgrenzt *(Fissidens)*. Gerade für Leitgeb's Object, *Fontinalis*, sind Lorenz' Figuren mangelhaft, der Text im Ausdruck unklar.

Mit den von Leitgeb ebenfalls herangezogenen Angaben C. Nägeli's[1]) werde ich mich noch näher zu befassen haben. Er äussert sich über die Frage der Berindung ebensowenig wie Lorenz. Leitgeb sieht übrigens auch selbst von einer Verallgemeinerung seiner Auffassung der Berindung ab, er erwähnt als parallelen Fall zu den Moosen nur die Equiseten.

Fassen wir die bisher genannte Litteratur zur Frage der Berindung zusammen, so sehen wir, dass die meisten der genannten Autoren für die Equisetaceen und Moose die Berindung annehmen, und dass nur Hofmeister (mit ihm Čelakowský) und Potonié dieser eine allgemeinere Gültigkeit zuschreiben. In diesen Fällen liegen aber der erweiterten Annahme der Berindung keine Untersuchungen zu Grunde, lediglich äussere Aehnlichkeit mit herunterwachsendem Gewebe hat den Anlass zu der Berindungshypothese geboten. Eine Uebereinstimmung des auffallenden äusseren Erscheinens mit dem Ergebniss mikroskopischer Untersuchung will nur Jost bei Coniferen gefunden haben.

Hat die Berindungshypothese auch keinen festen Grund aufzuweisen, so verdient sie doch immerhin soviel Beachtung, dass es sich lohnt, ihre Argumente einer Prüfung zu unterziehen.

An einer Stelle des Stammes muss selbst bei Annahme seiner Berindung durch herunterlaufende Blattanlagen freie Oberfläche vorhanden sein. Das ist der Scheitel. Oder sollten die Autoren, die ein Wachsthum und eine Berindungsthätigkeit der Blattbasis auch aufwärts am Internodium annehmen, wie Jost[2]), vielleicht auch ein Aufwärtswachsen der jüngsten Anlagen auf die Scheitelspitze zu für möglich halten? Ich glaube es kaum, denn dieses Wachsthum von mehreren Blattanlagen auf die Scheitelspitze zu

1) C. Nägeli (und Cramer), Pflanzenphysiologische Untersuchungen I, 1855.

2) l. c., p. 219.

(so consequent es im Sinne der Hypothese auch wäre), müsste doch deutlich sichtbar sein; gerade hier, wo das mikroskopische Bild meist jede Zelle erkennen lässt, müssten die beiden Gewebe, das des Stammes und das berindende des Blattes sich von einander abheben. Die gleiche Deutlichkeit kann ich aber auch noch für Partien unterhalb der ersten Blattanlagen, falls zwischen ihnen und den folgenden kein Contact vorhanden ist, in Anspruch nehmen. Zwischen zwei nicht mehr in Contact befindlichen Blattanlagen muss der mysteriöse Berindungsprocess, falls er je stattfinden soll, auf dem Stamm und seiner Oberfläche sich bereits abspielen. Klare Längsschnitte durch die Anlagen und den dazwischen liegenden Stammtheil (mag der Contact nun in Para- oder Orthostichen fehlen) müssen an hinreichend jungen Stadien nothwendig eine Differenzirung des berindenden und des ursprünglichen Gewebes erkennen lassen.

Noch auf andere Weise aber kann man auf die Existenz oder Nichtexistenz einer berindenden Gewebeschicht schliessen. An jeder Scheitelansicht (im Längsschnitt oder an frei präparirten Stammspitzen) lässt sich eine deutliche Linie erkennen, die den Umriss des Theiles der Pflanze bildet, den wir schlechthin als Stamm bezeichnen, ein Ausdruck, bei dem wir die Zugehörigkeit der von ihr begrenzten Gewebe zu Stamm oder Blatt zunächst ausser Acht lassen; dennoch sehen wir immer in der Scheitelregion von den beiden Geraden, die den Stengel in seinen unteren Partien begrenzen, eine allmählich in die Scheitelkuppe übergehende, gebogene oder schräg ansteigende Linie verlaufen. Diese Contur wird durch die seitlichen Anhangsorgane des Stammes, wie Blätter und Axillarsprosse, naturgemäss unterbrochen. Nie aber sieht man an einem Objecte diese Contur, sei sie nun eine Parabel oder die Seite eines Kegels, seitlich verschoben, vielmehr lässt sie sich in allen Fällen über die Blattbasen hinweg construiren, ohne dass sie einen Absatz aufzuweisen hätte (auf einen Fall, in dem Jost diese Curve benutzt hat, komme ich später zu sprechen).

Wie stellen sich aber die Autoren, die die Berindung annehmen, hierzu? Ich bin der Meinung, dass die Consequenzen der Annahme von den wenigsten ihrer Anhänger gezogen worden sind. Wie der Process der Berindung vor sich gehen soll, darüber finde ich in der Literatur keine Angabe.

Und doch ist eine genaue Vorstellung davon unerlässlich, wenn man die anatomischen und morphologischen Consequenzen der

Theorie ziehen will. Die Möglichkeiten, sich den Vorgang der Berindung im Sinne ihrer Anhänger vorzustellen, sind verschiedene. Was die anatomische Seite dabei betrifft, so halte ich es für wahrscheinlich, dass ein Vorgang wie die gedachte Berindung das Gleiten eines Gewebes auf einem anderen bedeuten würde. Ein solches Gleiten wird anatomisch nicht sichtbar.

Morphologisch ist es nun möglich, anzunehmen, dass die Verbindung der beiden Blattbasen an den Stellen des Contactes zwischen zwei in der Orthostiche übereinander gelegenen Blattanlagen bereits eine solche ist, dass das später zur Auflösung des Contactes führende Längenwachsthum des Stammes ein gleichmässig mitlaufendes Wachsthum des Berindungsgewebes nach sich ziehen muss. Demgegenüber lässt sich bemerken, dass zunächst auf diesem Wege nur das Berinden von Partien in den Orthostichen erklärt wird. Denn von einem zur Berindung der übrigen Theile führenden Dickenwachsthum kann kaum die Rede sein. Das Dickenwachsthum des Stammes ist in den besprochenen Partien im Verhältniss zum Längenwachsthum ein zu unbedeutendes, als dass ein auch in dieser Dimension mit dem des Stammes parallel gehendes Wachsthum des blattbürtigen Gewebes die Lücken z. B. in den Parastichen berinden könnte. Diese Stammoberflächenstücke sind aber schon früher vorhanden, ehe überhaupt in den Orthostichen der Contact gelöst wird. Die Annahme, die allein hier für die Berindungshypothese helfend eintreten möchte, dass nämlich das Wachsthum des internodialen blattbürtigen Gewebes in der seitlichen Richtung ein stärkeres sei als das des Stammes, in der Längsrichtung aber mit diesem gleichlaufe, wodurch freilich eine Möglichkeit zur Berindung aller Stammlücken geboten wäre, halte ich um ihrer Beispiellosigkeit willen für ausgeschlossen.

Aber noch aus einem anderen Grunde halte ich in dem Falle, dass man eine bereits vor Aufhebung des Contactes bestehende enge Verbindung von zwei Blattbasen annimmt, die Existenz einer Berindungsschicht für unmöglich. Es müsste nämlich sowohl der Punkt des Contactes zwischen den zwei Blattanlagen, als auch die sich zwischen beide bei Aufhebung des Contactes einschiebende Internodialstrecke sich über die eigentliche Stammumgrenzungslinie seitlich erheben. Diese Stammlinie liegt uns im Sinne der Berindungshypothese frei nur am Scheitel vor. Es wäre somit ausgeschlossen, dass die Scheitelcurve in ihren beiden Verlänge-

rungen durch Contactpunkte zwischen zwei Blattanlagen oder gar durch die Conturen der ersten Internodien hindurch verliefe.

Wir müssen demnach die Annahme eines vor Aufhebung des Contactes der Blattanlagen bereits vorhandenen Verwachsenseins der Blattbasen als Grundlage der Berindungshypothese ablehnen.

Eine andere Vorstellung des Berindungsprocesses wäre die, dass man die Berindung erst nach Bildung von Internodien eintreten liesse. Wir hätten es in diesem Falle mit einem wirklichen Herunter-, vielleicht auch Heraufwachsen über die Stammepidermis hin zu thun. Dann hat man aber zu erwarten, dass sich Stadien finden, an denen die Berindung noch nicht vollendet ist, an denen sich also eine (zum mindesten mikroskopisch) sichtbare Lücke vorfindet. Geht das Berinden von oben und unten auf dem Internodium vor sich, so wird diese Lücke am deutlichsten hervortreten, findet es aber nur von oben her statt, so wird jedes Internodium am Stamm (im Profil) in seiner oberen Partie breiter sein, als an seiner unteren, eine Einschnürung am unteren Ende der Blattbasis folglich ausgeschlossen erscheinen. In den letztgenannten Fällen namentlich würde auch das mikroskopische Bild eine Abgrenzung des herunterlaufenden von dem dadurch bedeckten Gewebe ergeben.

Diese Annahme einer Berindung nach Bildung des Internodiums steht für die noch in Contact befindlichen Blattanlagen zwar in Einklang mit der mehrfach erwähnten Curve, nicht aber für die ersten Internodien. Es müssten bei der obigen Anschauung stets die oberen Partien der Internodien (die unteren Ansatzstellen der Blätter) aus der Curve herausfallen. Ich glaube nun zeigen zu können, dass die beiden Vorstellungsmöglichkeiten für den Vorgang der Berindung selbst, die sich mir bisher allein zu bieten schienen, vor den Thatsachen nicht bestehen können. Immerhin halte ich aber auf Grund meines Beobachtungsmateriales die Berindungshypothese auch dann für unhaltbar, wenn ihre Autoren sich von dem dabei stattfindenden Processe noch eine andere Vorstellung gemacht haben sollten.

Für die Beobachtung an meinen Objecten muss ich mich naturgemäss aber an die von mir der Hypothese der Berindung zu Grunde gelegten Annahmen über den Vorgang halten.

Ich werde dem entsprechend einmal auf die Zellformen und Aehnliches an den jüngsten Blattanlagen achten, dann aber auch

aus der Betrachtung der gedachten Curve die angedeuteten Consequenzen gegen die Berindungshypothese ziehen.

An entsprechenden Stadien einzelner Objecte habe ich ausserdem noch Beobachtungen machen können, die für die von mir vertretene Ansicht, dass die Stammepidermis, oder vielmehr allgemein das Stammoberflächengewebe, ein dem Stamme ursprüngliches Gewebe sei, sprechen, was also ebenfalls einen Schluss gegen die Annahme der Berindung zu ziehen erlaubt.

Endlich habe ich auch jene Fälle in Betracht gezogen, deren äusserlich abweichendes Verhalten wohl die Möglichkeit einer Berindung des Stammes durch die Blattanlagen zuerst zu bieten schien: die sog. Stammflügel, verbreiterte, zu Lappen gewordene Anhänge am Internodium *(folia decurrentia).*

Für Untersuchungen über die Scheitelregion bieten die Wasserpflanzen grosse Vortheile. Die Streckung des Stammes ist stark, in Folge dessen wird der Contact frühzeitig gelöst. Auf diese von den Landpflanzen abweichenden Verhältnisse ist schon hingewiesen worden. Wie S. Schwendener[1]) gezeigt hat, ist der Contact auch hier im Jugendzustande vorhanden, wird aber besonders früh gelöst. Bei den „schlanken" Scheiteln fehlt er nur auf den Orthostichen. Schwendener macht an dieser Stelle auch darauf aufmerksam, dass, selbst wenn die Blattanlage noch nicht hervorgewölbt, also von „Contact" nicht die Rede sei, doch schon ein „Anschluss" bestehe, derart, dass die Centren der Entwickelungsfelder einen der künftigen Grösse entsprechenden Abstand von einander haben. Wir können demnach bei den schlanken Scheiteln der Wasserpflanzen an jungen Stadien relativ grosse Stücke freier Stengeloberfläche erwarten.

Das beste Object in dieser Hinsicht ist wohl *Elodea canadensis* Rich. An den frei präparirten Scheiteln sieht man deutlich die Blattanlagen als in der Aufsicht seitlich gestreckte Protuberanzen mit scharfer Contur von einander getrennt. In den Parastichen findet stets Contact statt, während zwischen den auf der Orthostiche belegenen Blattanlagen ein Feld sich abgrenzt, dessen

---

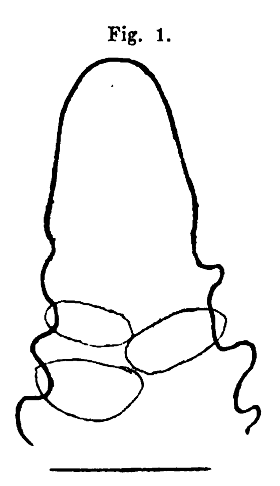
1) S. Schwendener, Die jüngsten Entwickelungsstadien seitlicher Organe und ihr Anschluss an bereits vorhandene. Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss., 1895, II, p. 650.



Fläche an Grösse oft die eines in der Aufsicht gesehenen Blatthöckers erreicht (Fig. 1). Im Profil des frei präparirten Scheitels oder auf Längsschnitten erscheint dieses Stammfeld als ein Internodium zwischen zwei vorspringenden Blattanlagen. Mit vollkommener Klarheit zeigt sich dann auch, dass die Grenzcontur dieses Internodiums mit der früher ausführlich erwähnten Stammcurve zusammenfällt, eine Thatsache, die die Stammnatur dieser Gewebepartie schon allein beweisen könnte.

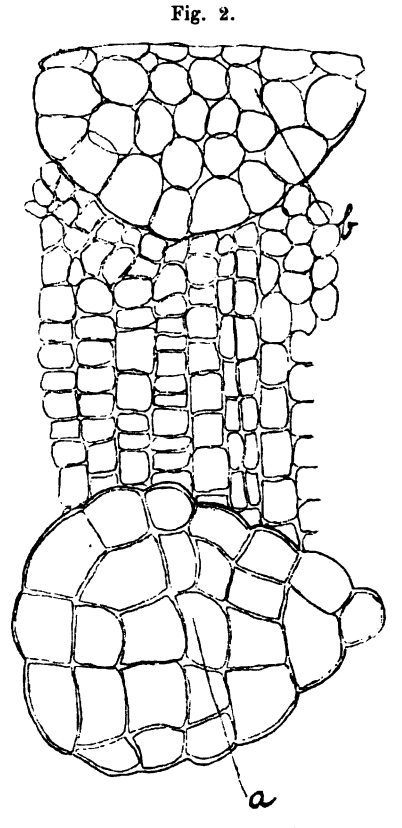
Dazu kommt nun aber das anatomische Bild der Orthostichenlücke bei stärkerer Vergrösserung und nach Entfernung der jungen Blätter bis auf die Basen. Ein solches giebt uns Fig. 2. In *a* haben wir dort vermuthlich nicht ein junges Blatt, sondern vielmehr eine in seinem Winkel stehende Knospe, in *b* dagegen ein kurz über der Basis abgeschnittenes junges Blatt. Die Partie zwischen *a* und *b* ist in Streckung begriffen und geht namentlich an ihrem oberen Ende nach *b* hin in ein stark cambiales Gewebe über. Vor allem ist aber nun die Basis von *b* gegen die internodiale Partie so scharf

Fig. 1.



Frei präparirter Scheitel von *Elodea canadensis* Rich.

Fig. 2.

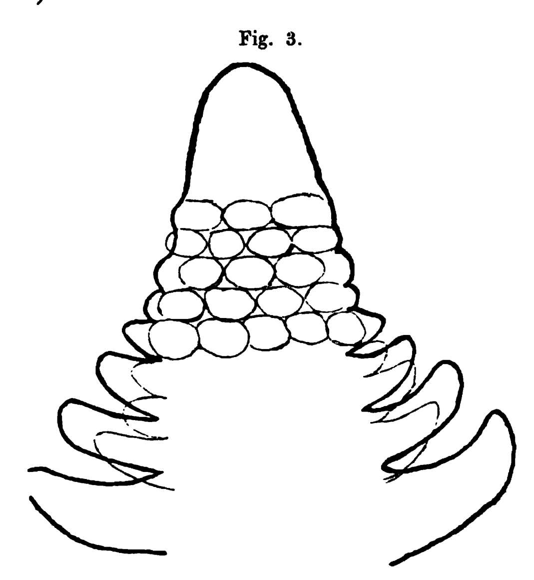


Internodium am Scheitel von *Elodea canadensis* Rich. in Aufsicht.

abgegrenzt, die Grösse und Art der Zellen eine so verschiedenartige auf beiden Seiten der Umgrenzungslinie, dass ein Herunterwachsen des Blattes unmöglich erscheint.

Ein viel ungünstigeres Object war *Hippuris vulgaris* L. Die Blattanlagen stehen hier ausserordentlich dicht und bleiben auffällig lange in Contact. Die auf die gleiche Art wie bei *Elodea* gewonnene Aufsicht der jungen Blattanlagen (Fig. 3) zeigt zwar auf den Orthostichen ebenfalls Contactmangel; da indess die Blätter seitlich in Contact stehen, so sind die nackten Stammstellen (hier etwa von dreieckiger Form) sehr klein. Immerhin bleiben sie als Lücken zwischen den deutlichen Umrisslinien der Blattanlagen erkennbar. Die Blätter erreichen hier beträchtliche Grösse, bevor der Contact gelöst wird, und dann treten in ihren Achseln auch sehr bald Sprosse auf, die das in Bildung begriffene Internodium verdecken. Indess lässt sich auch hier wieder aus der Umrisscontur des Stammes leicht ein Beweis gegen eine Berindung durch die Blattbasen herleiten. Die Verjüngung des Stammes ist hier auf eine kleine Strecke beschränkt im Vergleich mit *Elodea*. Der auf einem ziemlich gleichmässig dicken Stamm aufsitzende Scheitel erscheint stärker zugespitzt als bei *Elodea* und besitzt nur am obersten Ende eine flache Kuppe. Die beiden Zweige der Umrisscurve entfernen sich also anfangs rasch von einander, um dann nahezu parallel zu einander zu verlaufen. Wenn man nun im Profil des Scheitels die Blattwinkel markirt, so ergeben diese auf dem schrägen Stück der Contur eine gerade Linie und ebenso auf dem nahezu senkrechten, das sich daran schliesst. Wie ich aber oben gezeigt habe, müsste man, im Falle die Berindung durch die Blattbasen stattfinden soll, den Blattwinkel zwischen den zwei obersten Anlagen sich über die Verlängerung der Scheitelkuppe erheben sehen.

Fig. 3.



Frei präparirter Scheitel von *Hippuris vulgaris* L.

Die Befunde an den Wasserpflanzen sprechen also für die Existenz freier Stammoberfläche, als eines stammeigenen Gewebes. Die beiden zu fordernden Anhaltspunkte für die Behauptung einer Berindung durch Blattanlagen, nämlich die anatomische Differenzirung der Gewebe und das Hervortreten der berindeten Partie des Stammes über die Umrisscurve des Scheitels haben sich nicht finden lassen.

Ueber ein ferneres Beispiel aus der Gruppe der Wasserpflanzen mit hohem Scheitel bin ich in der Lage urtheilen zu können, ohne eigene Untersuchungen gemacht zu haben. In der ausführlichen Abhandlung von L. Koch[1]) „über die vegetative Verzweigung der höheren Gewächse" finden sich zahlreiche Bilder von Scheitellängsschnitten, darunter auch *Myriophyllum*[2]). Auch hier lässt sich die Curve in gleicher Weise construiren, wie bei *Hippuris*[3]), von dem sich auf der gleichen Tafel ebenfalls eine Scheitelansicht vorfindet. Diese stimmt in allem mit dem obigen überein, und alles von *Hippuris* Gesagte findet auch auf *Myriophyllum* Anwendung.

Im Gegensatz zu den Wasserpflanzen besitzen die meisten landbewohnenden Dikotyledonen eine äusserst flache Scheitelkuppe und eine gedrängte Anordnung der jungen Blätter. Die Streckung des Stammes tritt hier nämlich häufig erst so spät ein, dass die Blätter dann in Folge ihrer Grösse bereits für die anatomische Betrachtung der Gewebe ungeeignet sind. Die Monokotyledonen sind ebenfalls im allgemeinen für die Untersuchung der jungen Blattanlagen wenig brauchbar, weil bei ihnen die Zahl der Blätter eine verhältnissmässig kleine ist. Der Grössenunterschied zwischen den zwei jüngsten Blattanlagen ist deshalb ein so beträchtlicher, dass es in der Regel unmöglich ist, zugleich beide mitsammt dem sich zwischen ihnen befindenden Winkel oder Internodium im Gesichtsfeld zu sehen. Dass diese Thatsachen noch nicht gegen das Vorhandensein echter Stammoberfläche sprechen, ist selbstverständlich, wenn schon die Verhältnisse für die Untersuchung sich meist als ungeeignet erweisen. Indess ist doch aus dem frühzeitigen Auftreten von Scheiden bei den in geringer Zahl sich vor-

1) L. Koch, Ueber die vegetative Verzweigung der höheren Gewächse. Jahrb. f. wiss. Botan., XXV, 1895.

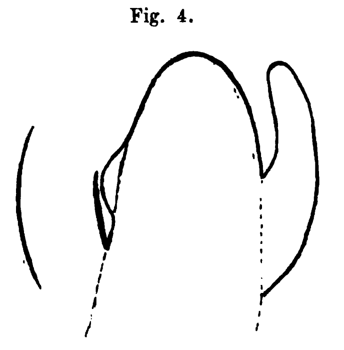
2) l. c., Taf. XXII, 2.

3) l. c., Taf. XXII, 1.

findenden Blättern von Monokotyledonen ein weitgehender Schluss von H. Potonié[1]) gezogen worden (s. p. 102).

Und zwar knüpft er seine Anschauung über eine im Zusammenhang mit der Scheidenbildung auftretende Berindung des Stammes durch die Blätter an die Gramineen. Zwei der frühzeitig auftretenden Blattscheiden, concentrisch gelegen, sollen das sog. Pericaulom bilden. Die oben näher erörterten Angaben über die fossilen *Sigillariaceae* lassen erkennen, dass Potonié dabei an eine wirkliche Ueberwachsung des echten Stengelgewebes durch das Pericaulom glaubt. Ganz abgesehen davon, dass man keineswegs mehr, wie Potonié es demnach wohl noch zu thun geneigt ist, in den Gräsern primitive, sondern vielmehr aus vielen Gründen äusserst recente Formen zu sehen gewohnt ist, spricht auch der thatsächliche Befund gegen seine Behauptung.

Fig. 4.



Längsschnitt durch den Scheitel von *Zea Mays*. 150 mal vergr.

An einem etwas etiolirten jungen Pflänzchen von *Zea Mays* L. erhielt ich auf einem Längsschnitte durch den Scheitel eine junge Blattanlage, die von Scheidenbildung noch völlig frei war und in ihrer Uhrglasform nicht wesentlich von den Blatthöckern des Scheitels von *Elodea* abwich (Fig. 4). Die Construction der Stammcurve ergiebt, dass das Internodium zwischen dem jüngsten und dem ungefähr darunter liegenden dritten, schon mit ausgebildeter Scheide versehenen Blatte völlig in ihrer Verlängerung liegt. Auch die Zellen, soweit erkennbar, lassen keinerlei auffallende, auf den Berindungsvorgang hindeutende Verhältnisse erkennen. Ihre Form und Grösse ist an Scheitel, Blatthöcker und Internodium ganz die gleiche, das letztere ist sichtlich in starker Streckung begriffen, die Folge der Etiolirung. Dass diese im übrigen keine anormalen anatomischen Erscheinungen mit sich bringt, braucht wohl nicht erwähnt zu werden. Für diesen Fall, wo das Internodium schwer zu finden und sehr klein ist, war sie für die Untersuchung nur ein günstiger Umstand.

Die ausserordentlich symmetrische Form der Protuberanz weist darauf hin, dass sie noch in besonders jungem Stadium, auch nicht

---

1) H. Potonié, Lehrbuch der Pflanzenpaläontologie 1899, p. 246, Anm.

etwa nur ein abgeschnittenes Stück einer grösseren Anlage ist. Sowie nämlich das höckerartige Blatt in die Länge zu wachsen beginnt, kann kein Längsschnitt mehr eine derartig symmetrische Form darbieten. Demnach ist von Scheidenbildung offenbar an dem jüngsten Blatte von *Zea Mays* L. noch keine Rede, sowie auch keinerlei Anzeichen für eine Berindung durch die Scheide oder die Blattbasis vorhanden sind.

Nun liegt allerdings bei den Gramineen im Gegensatz zu den anfangs behandelten Wasserpflanzen eine äussere Erscheinungsform vor, die den Morphologen verleiten könnte, die Existenz der freien Stengeloberfläche in Abrede zu stellen. Die Scheide umschliesst in der That vielfach (namentlich in Jugendstadien) den Stengel so eng, dass dieser nicht mehr sichtbar ist. Dass eine Verwachsung der Blattscheide mit dem Stamme über die Blattbasis hinaus nicht stattfindet, lehrt schon makroskopische Betrachtung, und für die Existenz der freien Stengeloberfläche in dem hierfür entscheidenden Jugendzustande glaube ich durch meine Fig. 4 den Nachweis erbracht zu haben.

In noch höherem Maasse als bei den mit Scheiden versehenen Gramineen dürfte bei den *Coniferae* für die Ansicht von einer mit Hilfe der Blattbasen sich vollziehenden Berindung die äussere Gestaltung des Stengels Ausgangspunkt gewesen sein. Die Coniferen besitzen häufig an der Basis ihrer Blätter sog. Blattkissen oder Blattpolster, d. h. der unterste Theil des Blattes gliedert sich auf der Ansatzfläche am Stamme deutlich ab. Diese Blattkissen sind aber nicht zu verwechseln mit den Stammpartien, denen sie aufsitzen, und die in Folge der zwischen ihnen auftretenden Vertiefungen an älteren Stadien bisweilen den Eindruck der herunterlaufenden Blattbasen erwecken. Die Form der Blattkissen ist verschieden. Die Frage, ob man es bei ihnen noch mit Theilen des Blattes oder mit einer Stengelpartie zu thun habe, ist bereits von Jost [1]) in seiner Polemik gegen Schwendener's Blattstellungslehre aufgeworfen worden. An Jost's Object *Abies Pinsapo* Boiss. sind die Kissen haftscheibenartig rund ausgebildet, nehmen an der Streckung des Stammes so gut wie gar nicht Theil. Es ist in Jost's Arbeit schwer zu verstehen, wie er diese Blattkissen mit der Berindung in Zusammenhang bringen will. Sie stehen bald

1) L. Jost, Die Theorie der Verschiebung seitlicher Organe durch ihren gegenseitigen Druck. Botan. Zeitung, 1899, p. 217 f.

schon nicht mehr in Contact, geschweige denn, dass sie den ganzen Stamm bedecken. Oder sollten die Ausdrücke „Blattkissen" und „Blattpolster" von ihm in verschiedenem Sinne gebraucht sein, der eine nämlich für die erwähnten Stammgewebe, die bei *Picea* stärker hervortreten, bei *Abies Pinsapo* aber nicht zu erkennen sind. In diesem Falle ist es aber schwer, einzusehen, wie Jost schon an den Jugendstadien das Blatt sich in „Kissen und Lamina" gliedern sehen will. Denn die an diesen auffallenden und von ihm besprochenen Gewebepartien, von denen er die Berindung herleitet, sind internodial.

Jost hat zur Entscheidung der Blatt- oder Stammnatur der fraglichen Internodialpartie die von mir oben öfter angewandte Curve benutzt[1]). Diese Curve schneidet nun allerdings die sog. Blattkissen Jost's vom Stamme ab, indess doch in ganz anderer Weise, als dies z. B. oben bei *Elodea* zu erkennen war. Die Linie trifft in den jüngsten Blattstadien der Zeichnung zumeist doch den Scheitelpunkt des unteren ebenso wie des oberen Winkels zwischen dem Stamm und dem Blatt. Das kommt lediglich daher, dass zwischen dem Internodium und dem darüber liegenden Blatte ein tief einspringender Winkel liegt. Es dürfte deshalb wohl äusserst schwer sein, sich hier ein Herunterlaufen oder Herunterwachsen (wie Jost den Vorgang erklärt) vorzustellen. Vielmehr erweckt die Figur Jost's entschieden den Eindruck, als ob man es hier mit hervorgewölbten Internodien zu thun habe. Das weitere Dickenwachsthum dieser Stammpartien führt natürlich leicht zu einer Ausgleichung des spitzen Winkels zwischen der Unterseite des Blattes und dem Stamme, wie man bereits an der fünften Anlage in der Jost'schen Figur erkennt. Auf diesem Wege kann später ein von unten in schräger Richtung zum Blatte hinaufziehendes „Blattpolster" zu Stande kommen, wenn man die bei *Picea* u. a. auftretenden Stammtheile (vielleicht mit Jost) so nennen will. Als Stammgewebe wird dies beim Abfall des Blattes naturgemäss stehen bleiben, was auch geschieht. Auch der untere abgegliederte Theil des Blattes bleibt übrigens bisweilen stehen, bei *Abies Pinsapo* indess nicht. Dass in den Internodialpartien ein ausserordentliches Wachsthum stattfindet, ergiebt sich auch aus dem stärker vergrösserten Bilde eines Internodiums im Querschnitte, bei Jost[2]). Ein solches Wachsthum, das in seiner Aus-

1) Jost, l. c., Tafel XVII, Fig. 17.

2) Jost, l. c., Tafel XVII, Fig. 9.

dehnung fast an eine Wucherung erinnert, kann wohl die gewölbte Form des Internodiums erklären.

Würden wir aber an der Ansicht Jost's von einem Herunterwachsen des Blattes festhalten, so müsste man gerade an den jüngsten Internodien einen sanfteren Uebergang vom Blattansatz zum tieferen Internodium erwarten, kann aber damit unmöglich den spitzen Winkel in Einklang bringen, den wir an dieser Stelle auftreten sehen.

Dass nach der Jost'schen Fig. 17 die Stammcurve auch den für meine Behauptung, dass das gewölbte Internodium stammbürtig sei, gestellten Forderungen insofern nicht entspricht, als sie den Winkel unter Blatt 2 nicht trifft, halte ich für eine Ungenauigkeit der nur mit schwacher Vergrösserung und ohne Rücksicht auf diesen Punkt gezeichneten Figur. Ein Längsschnitt durch die Blattansätze, der vielleicht die Form und Anordnung der Zellen im Internodium zeigen könnte, fehlt bei Jost.

Ich habe bei den von mir untersuchten Coniferen auf diese Bilder den Hauptwerth gelegt, habe aber auch wiederum die Construction der Curve mit Erfolg benutzt.

Nicht alle *Coniferae* sind zur Betrachtung meiner Fragen gleich gut geeignet. An den Formen, deren Knospen den bekannten für Blattstellungsfragen oft und gut verwertheten Zäpfchentypus aufweisen, sind die Contactverhältnisse meist derart, dass zwischen den jungen Blättern noch keine zur anatomischen Beobachtung geeigneten freien Stammpartien aufzufinden sind. Weniger zahlreiche in ihrem gesammten Aufbau mehr an die Wasserpflanzen erinnernde Blattanlagen bieten dagegen die Scheitel von *Taxus* und *Juniperus*. Zwar zahlreichere, aber nicht so gedrängte Blätter lässt *Abies pectinata* D. C. erkennen.

Die Internodien von *Taxus* weisen die grösste Aehnlichkeit mit *Abies Pinsapo* insofern auf, als auch bei ihnen die Einschnürung am oberen Ende sich vorfindet. Aehnlich verhält sich auch *Juniperus*. Aber bei beiden ist entschieden die Einschnürung nur zwischen den jüngsten Anlagen deutlich zu sehen, wo demnach das Internodium wiederum fast den Anschein einer Protuberanz hat, während mit dem dazu kommenden Längenwachsthum sich die Wölbung wieder verflacht.

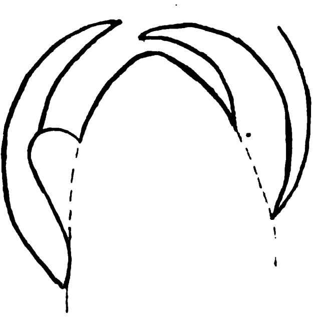
An dem Stammscheitel von *Taxus baccata* L. sind die jungen Blattanlagen nur in geringer Zahl vorhanden. Der Scheitel ist stärker gewölbt als bei *Pinus*, von den jüngsten Blattanlagen sind

in Uhrglasform nie mehr als eine vorhanden. Die Blattstellung ist 2 : 5, die Fünferreihe fast Orthostiche. Deshalb ist das nahezu senkrecht unter Blatt 0 stehende Blatt 5 immer schon beträchtlich grösser als dieses. Auf dieser Reihe finden wir nun nicht selten bereits eine Stammlücke, die genaue anatomische Beobachtung gestattet. Auf den Längsschnitten vom Scheitel von *Taxus baccata* L., wie wir sie in Fig. 5 bis 7 sehen, kann man, z. B. an Fig. 6, die Gewebepartie des Stammes Zelle für Zelle erkennen. Es zeigt sich keinerlei Differenzirung zwischen dem sich unten an das Blatt einsetzenden Gewebe und dem in der Achse des Stammes liegenden. Die mittleren Zellen werden etwas gestreckter, wie in allen Vegetationspunkten, die äusseren sind der Streckung des Stammes entsprechend in starker Theilung begriffen, während ein Berindungsvorgang doch wohl gerade längere Zellformen erwarten liesse. Der Uebergang zwischen den Zellen der Achse und der Randpartie erfolgt unregelmässig, eine Grenzlinie ist unmöglich zu finden. Was die Gesammtform des Scheitels betrifft, so zeigt der erste Blick, dass die beiderseitigen Verlängerungen der Scheitelcurve, z. B. an Fig. 5 links mit dem Internodium, rechts dem Blattwinkel zusammenfallen. Am oberen Ende des Internodiums der linken Seite wird auch ähnlich wie bei *Abies pinsapo* eine Einschnürung sichtbar, die nach dem oben Gesagten mit der Entstehung der Internodialoberflächengewebe nicht vereinbar ist. Während Fig. 6 einen Längsschnitt vorstellt, ist Fig. 7 nur ein halbirter Stammscheitel und die Zeichnung das Bild seiner Aussenseite. Wir sehen hier ein junges Blatt von aussen und können die Zellen seiner Basis deutlich sowohl im Zusammenhang mit der darunter liegenden Stammpartie als auch dem Gewebe des eigentlichen Scheitels

Fig. 5.

Längsschnitt durch den Scheitel von *Taxus baccata* L.

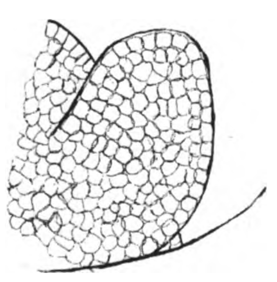
Fig. 6.



Längsschnitt durch den Scheitel von *Taxus baccata* L. 100 mal vergr.

erkennen. Alle drei örtlich gesonderten Partien gehen ohne Grenze ineinander über, durch die Gleichheit der Zellform und Zellgrösse dürfte der Beweis erbracht sein, dass das Gewebe der Scheitelspitze das gleiche ist, wie das des unter dem Blatte liegenden Stammes.

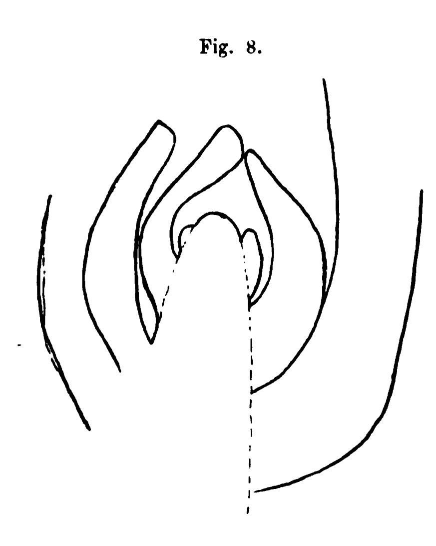
Fig. 7.



Junges Blatt am Scheitel von *Taxus baccata* L.

Nicht wesentlich verschieden von *Taxus* sind die Verhältnisse bei *Juniperus communis* L. Indess ermöglicht die Kleinheit des Scheitels hier die Betrachtung von grösseren Partien des Objectes gleichzeitig, von mehreren Internodien oder Blattwinkeln auf einmal im Gesichtsfelde. Form des Scheitels und Aussehen der jungen Blattanlagen stimmen ganz mit *Taxus* überein. Die Blätter stehen hier aber in dreizähligen Wirteln. Wie Querschnitte leicht zu beweisen im Stande sind, ist schon bei den jüngeren Wirteln kein Contact zwischen den Blättern eines Wirtels vorhanden oder wenigstens nicht in allen Fällen. Die Längsschnitte werden aus diesem Grunde wohl freie Stammstellen im Profil zeigen, indessen je nach der Lage der Schnittebene nur in dem einen oder anderen Wirtel. Zu bevorzugen sind naturgemäss solche Bilder, die ein Profil des Stammes am jüngsten Wirtel liefern. Unterhalb des dritten Wirtels darf die Möglichkeit von solchen Bildern wohl ausgeschlossen erscheinen, da nach den Querschnitten dann die Blätter schon zu gedrängt stehen, auch schon zu gross sind, als dass die etwa vorhandenen Stammlücken im Zusammenhang mit dem Blattgewebe betrachtet werden könnten. Wegen der geringeren Grösse des Scheitels lässt sich namentlich die Scheitelcurve in weiterer Ausdehnung construiren (Fig. 8). Man sieht ihren Verlauf

Fig. 8.

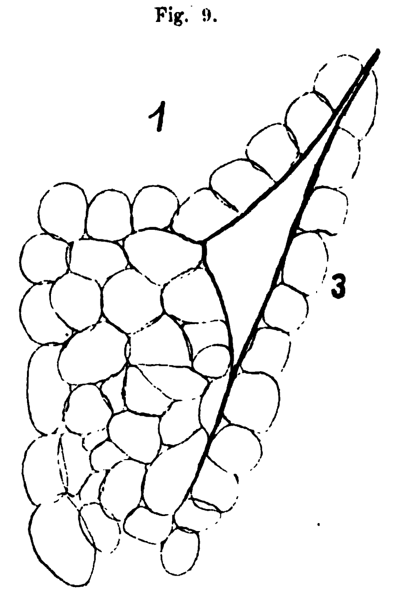


Längsschnitt durch den Scheitel von *Juniperus communis* L. 50 mal vergr.

und ihr völliges Uebereinstimmen mit der Lage der Internodien und Blattwinkel.

Ein einzelnes Internodium in stärkerer Vergrösserung giebt (Fig. 9) jede Zelle des angrenzenden Gewebes mit voller Deutlichkeit. Von der am oberen Ende des Internodiums zu Tage tretenden Einschnürung gilt dasselbe wie bei *Taxus*. An dem oberen Ende des Internodiums fällt namentlich eine Eckzelle bei diesen wie allen ähnlichen Bildern durch ihre Grösse auf. Ihre in der Gliederung des Stammes gestreckte Form würde schon gegen die Annahme sprechen, dass sie zu der „berindenden", „herunterlaufenden" Schicht gehöre. An vielen der beobachteten Internodien, namentlich den kürzeren, liess wie bei dem dargestellten die Randpartie noch nicht einmal Zellreihen in der Längsrichtung erkennen, ein Factor, der ebenfalls mit dem Herunterlaufen nicht in Einklang steht.

Fig. 9.



Junges Internodium am Scheitel von *Juniperus communis* L. 650 mal vergr.

Für *Taxus* und *Juniperus* kann ich nach dem vorliegenden Beobachtungsmaterial demnach an der von Jost für die *Coniferae* angenommenen Entstehung der Kissen unmöglich festhalten. Ich glaube in ihnen ursprüngliche Stammgewebe zu sehen. Wie ich mir das Zustandekommen der sanften Uebergänge zur Blattbasis im Gegensatze zu den von mir mehrfach demonstirten Einschnürungen am oberen Ende des Internodiums denke, habe ich oben (p. 115) ausgeführt.

Eine erheblich gedrängtere Anordnung der Blattanlagen sehen wir bei *Abies pectinata* D. C. Trotzdem finden sich auf günstig geführten Längsschnitten nicht selten noch unter den jüngsten Blattanlagen freie Stammoberflächenstücke. Immer aber lassen solche Bilder die Winkel zwischen den in Contact befindlichen Blattanlagen scharf hervortreten, so dass sich ihre Verbindungs-

linie leicht construiren lässt. Sie fällt völlig in die Verlängerung der Scheitelkuppe. An den freien Internodien fällt auf, dass sich ausser der Einschnürung des Stammes am oberen Ende auch noch eine ähnliche in der Mitte des Internodiums finden kann. Es würde diese Thatsache entschieden für die Annahme sprechen, dass eine Wucherung, ein starkes Wachsthum des Stammes in der Querrichtung zu der Bildung der Blattkissen Veranlassung giebt.

Andere Arten von *Pinus*, vor allem die hier leicht zu erreichenden einheimischen bieten um der Anordnung und gedrängten Lage ihrer Blätter willen für eine ähnliche mikroskopische Untersuchung, wie ich für *Taxus* und *Juniperus* und *Abies pectinata* D. C. sie ausführen konnte, grosse Schwierigkeiten. Ich bin indess der Ansicht, dass in der angedeuteten Weise sich die Bildung der „Polster" am Stamm allgemein erklären lassen könnte, dass vor allem aber kein Grund vorliegt, bei den Coniferen die „Blattkissen" als ein Zeichen des Berindungsprocesses aufzufassen.

Bezüglich der gesammten von *Coniferae* abgebildeten und erwähnten Präparate will ich noch bemerken, dass zweckmässig nicht zu dünne Schnitte angewendet wurden. Mässig dünne bieten in solchen Fällen, wo die gesuchten Internodien nicht allzu zahlreich sind, grössere Wahrscheinlichkeit ein freies Stammfeld zu Gesicht zu bekommen; denn, falls diese Stammlücken ihre grösste Ausdehnung nicht in der Medianebene der Längsrichtung des Stammes haben, oder falls ein Schnitt nicht genau median orientirt ist, die grösste Ausdehnung aber median liegt, so kann man auf nicht allzu dünnen Schnitten doch, wenn auch in geneigter Lage, das gesammte Profil des Internodiums erhalten. Natürlich ist dann aber bei der Construction der Scheitelcurve äusserste Vorsicht geboten, es dürfen dann nur die Blattwinkel und Internodien im Verlauf dieser Linie liegen, die sich genau in einer Ebene befinden, im mikroskopischen Bilde also gleichzeitig scharf erscheinen.

Im Anschluss an die *Coniferae* seien hier auch Beobachtungen an Moosen mitgetheilt. Auch für sie ist die Berindung durch die Blattbasen behauptet worden. Indess sind die Gesichtspunkte, nach denen sich bei ihnen die Untersuchung zu richten hat, andere als bei den bisher erläuterten Objecten. Ihr Bau und ihre Gewebebildung ist eine soviel einfachere, dass für den von mir bezweifelten Process der Ausdruck des Herunterlaufens überhaupt nicht mehr anwendbar erscheint. Andererseits sind gerade in Folge

des einfacheren Baues alle Verhältnisse soviel übersichtlicher, dass die Beobachtung sich mit Genauigkeit meist auf jede Zelle erstrecken kann.

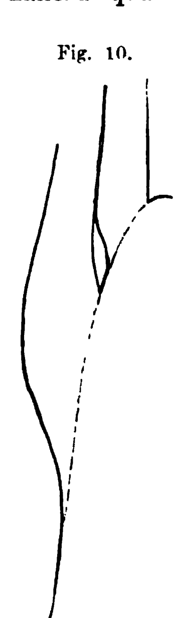
Eine reichere Vorarbeit ist für meine Untersuchung bei den Moosen aus dem Grunde vorhanden, als hier die Region des Scheitels schon öfter für andere Fragen als Object gedient hat. C. Nägeli hat an Moosscheiteln ausführliche Untersuchungen über Blattentwickelung, Entstehung der Segmente u. a. unternommen, ohne indess die Frage nach dem Ursprunge des Stammoberflächengewebes zu berühren (s. p. 105). Ebensowenig ist das bei G. Lorenz' „Moosstudien" der Fall (s. p. 104), die in Nägeli's Sinne weitere Anhaltspunkte für die Segmentirung der Scheitelzelle und Verwandtes geben sollen. Ausgedehnte Beobachtungen über die Entwickelungsgeschichte der Moose hat H. Leitgeb gemacht (s. p. 104). Lediglich bei ihm finden wir eine Aeusserung über die Frage der Berindung. Ich habe schon oben darauf hingewiesen. Leitgeb hat an der erwähnten Stelle[1]) auch betont, wo die Entscheidung in der Frage der Blatt- oder Stammnatur der peripheren Stammschichten zu suchen ist. Die Frage spitzt sich nämlich darauf zu, welche Wand man als die erste des Blattes oder besser als die das Blatt vom Stamme abgliedernde betrachtet. In der That beruht auch, wie er selbst zugiebt, die Behauptung, dass „das Stämmchen in seinen äusseren Theilen aus verwachsenen Blattbasen besteht," nur auf einer solchen Annahme. Dass auf diesem Wege keine Entscheidung und Einigung über den streitigen Punkt zu erzielen ist, leuchtet ein. Denn die Annahme, dass erst die nächste nach der von Leitgeb angenommenen Wand die Blattwand sei, würde genügen, um auf die Stammnatur der in Frage stehenden peripherischen Zellen zu schliessen. Die eine Annahme lässt sich so wenig beweisen wie die andere. Beide Folgerungen über die Natur der Stammperipherie entbehren also einer ausreichenden Grundlage. Dennoch kann man auch bei den Moosen die vielfach benutzte Stammcurve als Kriterium heranziehen, ausserdem aber aus den verschiedenen Bildern von Internodien auf Grund der Zellformen die geringere oder grössere Wahrscheinlichkeit eines der beiden Modi der Entstehung des Stammoberflächengewebes erwägen. Ich wählte als Objecte höhere Laubmoose, *Bryaceae* und *Sphagnaceae*.

---

1) l. c., p. 5.

Auf das Bild einer Scheitelcurve hatte ich Gelegenheit bei *Mnium Seligeri* Jur. zu achten (Figur 10). Wir haben es bei dem Dargestellten mit einem fructificirenden Scheitel zu thun. Das Zurücktreten der Basis auf die Verlängerung der Scheitelcurve fällt namentlich bei dem obersten Blatte auf, das schon zum Perichaetium gehört. Betrachtet man das Internodium desselben Objectes bei stärkerer Vergrösserung, so erkennt man vor den länglichen Zellen des Stamminneren zwei bis drei Reihen kleiner, nahezu quadratischer Zellen, die etwa $^1/_3$ so lang sind, als die leitenden des Inneren. Sie sind aber ebensowohl wie von diesen, auch von denen des Blattes unterschieden, die ebenfalls viel länger sind. Es ist auch noch bemerkenswerth, dass der Winkel am oberen Ende des Internodiums nicht die unmittelbare Grenze der kleineren und grösseren Zellen, also der des Stammes von denen des Blattes zu bilden braucht. Vielmehr ragt die oberste Zelle der Stammepidermis nicht selten ein wenig über die Grenzlinie des Internodiums hinaus. Diese Erscheinung glaube ich auf ein Streckungswachsthum zurückführen zu können. Es lassen sich nämlich ähnliche Fälle an der Grenze von Stamm und Blatt, namentlich auch nach dem Blattwinkel zu häufig beobachten. An älteren Internodien in einiger Entfernung vom Scheitel, wo der Stamm in Streckung sich befindet, erscheinen die Enden der Zellen des Blattes, die in ihrer Längsrichtung senkrecht auf denen des Stammes stehen, häufig in der Stammrichtung ausgezogen, sodass hammerartige oder T-artige Formen des Zellendes entstehen. Die Zellen am Blattwinkel sind fast immer um diesen herumgezogen. Die Unterscheidung bleibt aber zwischen den Zellen von Stamm und Blatt dabei völlig klar. So sehen wir das stärkere Wachsthum des Stammes sich äussern wie es in den Internodien später eintritt. Anders liegen die Verhältnisse von Stamm zu Blatt in den jüngsten Internodien. In der Nähe des Scheitels besitzen zweifellos die Blätter ein stärkeres Wachsthum als der Stamm. Ihre starke Streckung führt ja dazu, dass sie den Scheitel weit überragen. Durch eine Betheiligung der Randpartie des Stammgewebes oder auch nur der Randpartie der angrenzenden

Fig. 10.



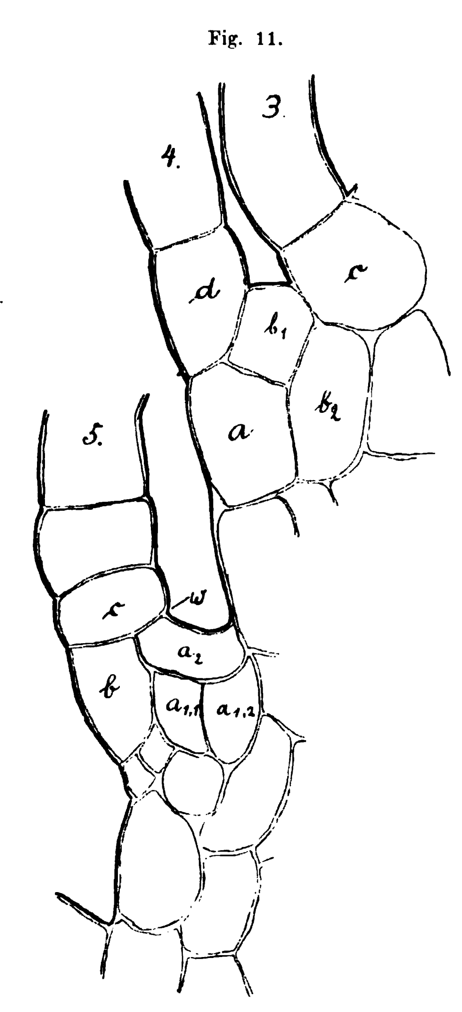
Längsschnitt durch den Scheitel von *Mnium Seligeri* Jur. 47 mal vergr.

Stammzellen liesse sich vielleicht ein Herübergreifen einer Stammzelle über die Blattgrenze erklären.

Ich führe diese Folgen des ungleichen Wachsthums von Stamm und Blatt hier an, erstens um zu zeigen, dass dadurch etwa zu Stande kommende Abweichungen von der Stammcurve (die übrigens an dem dargestellten Objecte sehr gering und in Figur 10 kaum zu erkennen sind) nicht gegen meine Behauptung verwerthet werden können, dass die peripherischen Zellen des Stammes auch bei den Moosen stammeigene Gewebe sind. Dann aber glaube ich, dass in den in Folge des ungleichen Wachsthums auftretenden Zelltheilen von ausgezogener Form gerade ein Hinweis auf die ungleiche Natur beider Gewebe liegt. Denn deutlich genug entsteht auf diesem Wege eine Grenze zwischen Stamm und Blatt, auf deren einer Seite die Zellen am Wachsthum des Blattes, auf deren anderer aber an dem des Stammes theilnehmen. Die Grenzzellen dagegen werden nicht durch ein wirkliches Theilnehmen am Wachsthum der anderen Partie, sondern nur durch eine unfreiwillige Beeinflussung ihrer Formen an den Stellen der Berührung kenntlich. Blätter in den jüngsten Stadien fehlten mir bei *Mnium Seligeri* Jur., weil ich an dem mir zu Gebote stehenden Material nur fructificirende Scheitel besass. Günstigere Objecte fand ich aber in den vegetativen Scheiteln von *Dicranum scoparium* Hedw. Die Blätter besitzen hier am Scheitel noch völligen Contact, obwohl sie schon beträchtliche Grösse aufweisen. Ich legte nun das Hauptgewicht auf die ersten Internodien. An ihnen kann man deutlich sehen, dass die Zelle, die den Anfang des Internodiums bildet, sich keineswegs als Schwesterzelle der einen an einer der beiden Ecken des Internodiums sie berührenden Zellen darstellt, sondern eine meist nicht an der äusseren Stammgrenze (wenigstens nicht desselben Internodiums) liegende Schwesterzelle besitzt. In Fig. 11 ist z. B. die das Internodium in seinem Anfang allein darstellende Zelle b_1 eine Schwesterzelle von b_2, wie die Lage und Form andeutet. Ihre Mutterzelle, die nicht mehr bestehende Zelle b, war Schwesterzelle von a. Eine unmittelbare Verwandtschaft mit den Zellen c und d ist aber nicht vorhanden. Den gleichen Fall habe ich häufig wiederkehren sehen. Am selben Object, ein Internodium tiefer, ist a_2, die Internodialzelle, Schwester der schon wieder in $a_{1,1}$ und $a_{1,2}$ getheilten Zelle a_1. Beider Mutterzelle, Zelle a, ist Schwesterzelle von b. Den Vorgang der Berindung kann man hiermit schwer in Einklang bringen; denn

man würde eine in der Stammrichtung fortlaufende Bildung von Querwänden, zur Bildung der Stammepidermis, ausgehend von den Eckzellen erwarten, wovon nichts zu sehen ist.

Fig. 11.



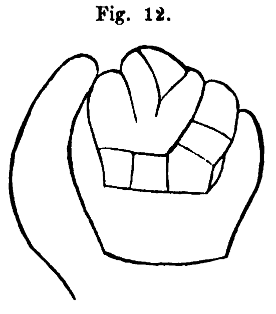
Junge Internodien am Scheitel von *Dicranum scoparium* Hedw. 535 mal vergr.

Immerhin ist für alle diese Punkte meiner Erörterung die Annahme einer bestimmten Wand als „Blattwand" gemacht. Denn ich nehme für meine Untersuchung erst die nächste in gleicher Richtung wie Leitgeb's nach dieser auftretende Wand als das Blatt abtrennende an. An diesem Punkte der Untersuchung ist es freilich lediglich Sache der Benennung, welche von beiden gewählt wird. Glaube ich nun auch aus Zellformen und Lage der Partien einige Argumente gegen die Berindung bei Moosen gebracht zu haben, so will ich doch noch auf eine Consequenz der Berindungshypothese aufmerksam machen. Nimmt man nämlich die von Leitgeb bei *Fontinalis* angenommene Blattwand als Grenze zwischen Blatt und Stamm an, so kommt man zwar dazu, die peripheren Theile des Stammes zum Blatte rechnen zu können. Man erhält aber ausserdem an den Blattbasen noch umfangreichere Zellpartien, die weit in das Innere des Stämmchens hereinragen und gleichen Ursprungs sind. An den Spitzen würde so die eigentliche Stammpartie ausserordentlich schmal werden, namentlich aber schmaler als die Partie des Scheitels selbst.

Ich untersuchte endlich im Anschluss an Nägeli's Arbeit noch *Sphagnum*-Scheitel. Die Bilder, die ich erhielt, entsprachen

vollkommen denen Nägeli's. Namentlich fanden sich auch solche, wie die bei ihm scharf gezeichnete Fig. 5 auf Taf. X, die ich in Fig. 12 wiederhole. Zwischen dem vierten und dem fünften Blatte haben wir auf der rechten Seite der Figur schon ein sich bildendes Internodium, also in seiner Aussenpartie freie Stammoberfläche, sollte diese entwickelungsgeschichtlich dem Blatte zugehören, so müsste die Zelle, die die Internodialpartie enthält, noch Theil des Blattes mithin ihre Innenwand die Blattwand sein. Was bleibt aber in diesem Falle noch als Stamm übrig, wo diese Zelle schon fast bis zur Achse des Stammes sich erstreckt? Diese Figur rechtfertigt vielmehr die Annahme, dass die oberhalb des Internodiums liegende Wand, die Grenzwand jener Zelle gegen das Blatt, die „Blattwand“, die Oberfläche des Internodiums also eine stammbürdige Partie sei.

Fig. 12.



(Nach Nägeli.) Scheitel von *Sphagnum* 500 mal vergr.

Hiermit schliesst die Reihe der von mir selbst bezüglich der Berindungsfrage beobachteten Formen. Ein von anderen in dieser Hinsicht oft berührtes, auch untersuchtes und citirtes Object sind die Equiseten. Für Hofmeister namentlich war dies das einzige Object, an dem er selbst Studien über Berindung vorgenommen hat, das einzige somit, auf das sich seine Berindungshypothese in ihrer grossen Ausdehnung stützt. An den beiden oben (p. 101) citirten Stellen hat Hofmeister diese Ansicht ausgesprochen, zuerst nur beiläufig in der Recension über Stenzel, dann in seinem Lehrbuch. Die Originaluntersuchung aber, die zu Grunde liegt, ist schon viel früher erschienen und hält sich noch von jeder Verallgemeinerung des bei den Equiseten beschriebenen Berindungsprocesses fern [1]). Wie später in seinem Lehrbuch schreibt Hofmeister auch hier „der starken Vermehrung des unteren Theiles der äusseren Blattfläche“ die Umwandlung der Blattbasis „zu zahlreichen der Längsachse des Sprosses parallelen, den äusseren Umfang des Stengels darstellenden Zellschichten“ zu. „Der unmittelbar aus der Endknospe hervorgegangene centrale Zellcylinder wird ganz und gar zum Mark.“ Diese im letzteren Satze enthaltene Vorstellung namentlich zeigt, wie berechtigt der

1) W. Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen. 1851, p. 90.

von mir öfter angewandte Gegenbeweis ist, der sich auf die Construction einer sich nicht seitlich verschiebenden (nicht sich absetzenden) Scheitelcurve stützt (s. p. 106). Nun werden von Hofmeister zu dieser Stelle auch zwei Figuren gegeben. Es sind dies in seinem Werke Taf. XVIII, Fig. 1 und Taf. XIX, Fig. 1. An der ersteren fällt sofort auf, dass der in ihr dargestellte Scheitel von *Equisetum variegatum* Schleich. überhaupt noch keine Internodien besitzt, vielmehr stehen alle Blattanlagen noch in völligem Contact, es kann also über die Frage, ob von der Blattbasis aus das peripherische Stammgewebe gebildet werde, wohl noch gar kein Urtheil gefällt werden. Die andere Figur dagegen (*Equisetum limosum* L.) weist bereits Internodien auf, und zwar bestehen diese aus 3 oder 4 langgestreckten und in ihrer längeren Dimension quer zur Stammrichtung gelagerten Zellen; im Gegensatz zu diesen sind aber die am Rande sie berührenden Zellen der Blattanlagen etwa quadratisch, soweit sie gestreckt erscheinen, liegt diese Streckungsrichtung schräg oder beinahe senkrecht zu den Zellen des Internodiums. Es erscheint mir deshalb unerklärlich, wie man aus dieser Figur den von Hofmeister gezogenen Schluss ziehen kann. Ich bin in der Lage für meine Meinung noch ein anderes Zeugniss anführen zu können. J. Sachs[1]) hat ebenfalls (freilich ohne directe Berührung unserer Frage) Scheitel von *Equisetum* untersucht. An der dazu gegebenen Darstellung des Scheitels von *Equisetum Telmateja* Ehrh., die in allem wesentlichen mit der Hofmeister's übereinstimmt, sind die hier, gerade so wie dort durch die Form und Richtung ihrer Lage auffallenden Zellen des Internodiums mit „*i i*" bezeichnet. Die Erklärung dieser Buchstaben, die sich auf p. 394 schon bei Fig. 279 findet, lautet: „die unteren Zellschichten der Segmente, die sich an der Blattbildung nicht betheiligen". Also hat Sachs die Grenze zwischen Blatt und Stamm an den Rand dieser Gewebepartie verlegt. Der Ursprung dieser Zellen aus einem Segment hat, wenn er stattfindet, für die Frage keine Bedeutung.

Die ausgezeichnete Sachs'sche Figur selbst hat später aber eine andere Auslegung erfahren. Sie ist nämlich von K. Göbel in seinem oben (p. 103) erwähnten Werke wiederholt[2]). Er schliesst daran im Gegensatze zu Sachs, ohne diesen indessen im Texte zu

1) J. Sachs, Lehrbuch der Botanik, 1874, p. 395, Fig. 280.

2) l. c., p. 212.



erwähnen, die Behauptung, dass auch bei *Equisetum* Berindung stattfinde. Seiner Ansicht entsprechend bleibt auch die Figurenerklärung von Sachs fort, nicht indess die von Sachs angebrachten Buchstaben *i i*, nach deren Deutung ich an Ort und Stelle vergeblich suchte, bis ich ihre Erklärung durch den Vermerk „nach Sachs“ im Original fand.

Endlich kann ich über die Equiseten noch einige ältere Zeichnungen citiren. Ihr Autor, C. Cramer[1]), hat sich über die Entstehung der Stammoberfläche nicht geäussert, seine Figuren dagegen deuten auf die Trennung von Blatt und Stammgewebe hin. An den dargestellten Scheiteln von *Equisetum arvense* L. heben sich, ähnlich wie bei der Sachs'schen Figur, bereits deutlich die flachen quer zur Stammrichtung gestellten Zellen ab, aus denen das Internodium entsteht; erst die über diesen Zellen, deren in Fig. 1 an Zahl drei vorhanden sind, folgende beginnt, sich an ihrer Aussenwand hervorzuwölben und so zu einer neuen Blattanlage zu werden. (In Fig. 1 sind die von mir als internodial aufgefassten Zellen mit δ, ε, ζ bezeichnet.) Bemerkenswerth ist hieran, dass diese Internodiumbildung schon unmittelbar unter dem sich eben erst hervorwölbenden Blatte sich einstellt.

Neben den Equiseten möchte ich auch die Lycopodiaceen erwähnt haben. Auch Hofmeister verweist in den „vergleichenden Untersuchungen“ u. s. w., p. 90 in einer Anmerkung auf ein älteres Werk von A. Spring[2]). Es ist mir erst gegen Ende meiner Untersuchung möglich geworden, das Original Springs zu bekommen. Ich habe deshalb bedauert, nicht auch eigene Untersuchungen an *Lycopodiaceae* machen zu können. In der als Anhang seiner systematischen Arbeit gegebenen Morphologie kommt der Autor auf die „folia decurrentia“ der Gattung *Lycopodium* zu sprechen. An den meisten Formen heben sich ausser einer in ihrem Verlauf der Richtung der Mittelrippe des Blattes entsprechenden Kante noch zwei den Blatträndern sich anschliessende Leisten auf dem Stamm ab. Die ganze Erscheinung würde man nach dieser Beschreibung nicht als etwas anderes als eben auf der Aussenseite des Stammes hervortretende Blattspuren, d. h. vom Blatte in den Stamm verlaufende Gefässbündel auffassen können,

1) C. Cramer, Botanische Beiträge, in: Nägeli und Cramer, Pflanzenphysiol. Untersuchungen, Heft 3, 1855, Taf. XXXIV, Fig. 1—3.

2) A. Spring, Monographie des Lycopodiacées II (Mém. de l'acad. royale de Belgique XXIV, 1850), p. 304.

wenn nicht die ganze beschriebene Gewebepartie des Stammes kurzweg als „portion adhérente des feuilles“ bezeichnet würde[1]). Auf die Bedeutung der Gefässbündel für die Entstehung dieser Gebilde ist vom Autor hingewiesen, ausdrücklich erwähnt er aber auch „folia parenchymate decurrentia“, d. h. solche, bei denen „tout le parenchyme fait saillie avec ou sans épaisissement de la nervure et des bords“. Hier hätten wir es somit mit wirklichen Stammflügeln zu thun (vergl. weiter unten an anderen Objecten). Ueber die Art des Entwickelungsprocesses dieser „folia decurrentia“ giebt Spring keine Erklärung, eine anatomische Untersuchung lag bei ihm nicht vor, wie ja auch die Fig. 10 auf p. 305 nur seine Anschauung des fertigen Zustandes im Schema darstellt. Indess gebraucht er doch für den Vorgang auf p. 304 einmal den Ausdruck „fusion [des feuilles] avec l'enveloppe hérbacée de l'axe,“ woraus man bei ihm auf die Vorstellung einer Gewebeverschmelzung, vielleicht eines Gleitens, also einer Berindung schliessen könnte. Er würde die Berindung vermuthlich als nachträgliche Erscheinung auffassen, die sich auf der vorher vorhandenen „enveloppe herbacée de l'axe“ (d. h. der freien Stammoberfläche) vollzieht.

Ich glaube auf Grund des Gegebenen, auch ohne eigene Untersuchung, A. Spring das Recht absprechen zu dürfen, etwas Aehnliches wie eine Berindung anzunehmen.

Für die „folia parenchymate decurrentia“ kann ich im folgenden an einem anderen Objecte eine eigene, neue Erklärung der Entstehung geben, ebenso ist die Abhängigkeit der Flügel am Stamme von den Blattspuren unverkennbar, ohne dass man an ein Ueberwachsen des Blattgewebes über das Achsengewebe zu denken braucht. Namentlich hat Spring in seinem Sinne für den Vorgang keinen Beweis erbracht; denn dazu ist die Betrachtung des fertigen Zustandes nicht ausreichend.

Die mit „folia decurrentia“ bezeichnete Erscheinung ist bei den *Lycopodiaceae* keineswegs typisch ausgebildet. Vielmehr hat dieser Terminus der Morphologie seinen Ursprung von einigen Dikotyledonen genommen. Er ist allgemein gebräuchlich, namentlich auch in der pflanzlichen Diagnostik, für das Auftreten von parenchymatischen Anhängen am Stamme, die durch ihre dem Blattstiele parallele oder sich an ihn anschliessende Richtung den

1) l. c., p. 304.

Eindruck von Blatttheilen erwecken, die am Stamme noch über die Ansatzstelle des Blattes „herunterlaufen". Es liegt nahe genug, in diesem Vorkommen nur eine Steigerung der als „Blattkissen", „sitzende Blätter" und anderes bezeichneten Erscheinungen zu sehen. Aus diesem Grunde hat Göbel auch, wie ich oben (p. 104) erwähnte, im Zusammenhang mit „Blattkissen" u. a. die Frage aufgeworfen, wie diese Flügel an *Cirsium* und *Carduus* entstünden. Er giebt selbst an, dass der Ausdruck „folia decurrentia" „den dabei stattfindenden Vorgang nicht präcis bezeichnet," hat also wohl selbst auch hier schon die Vermuthung, dass die Entstehung der Flügel nicht auf die Blätter zurückzuführen sei, wie der Ausdruck doch besagt.

Angeregt hierdurch habe ich im Anschluss an die oben behandelte Frage der Berindung (die nach Annahme ihrer Autoren nur einen zum Auftreten der Flügel parallelen Vorgang bezeichnen würde) die Entstehung der Stammflügel an einigen Objecten untersucht. Ich wählte dazu vor allem *Cirsium*. *Carduus* bietet den Nachtheil, dass es im ersten Jahre seines Wachsthums noch keinen sich über den Boden erhebenden Stamm, vielmehr nur eine Rosette, im zweiten Jahre aber bereits keine vegetativen Scheitel mehr aufweist.

An den etwa 1 m hohen Exemplaren von *Cirsium palustre* Scop. und *arvense* Scop. schliessen sich die Flügel direct an die Blattränder an: „Die Blattränder laufen am Stamme herunter". Bei der erstgenannten Species erfolgt dies in ausgedehnterem Maasse als bei der letztgenannten. Die Länge der beiden an einem Internodium auftretenden Flügel ist ungleich, es ist auch nicht selten, dass einer oder beide Flügel noch bis über die Ansatzstellen des nächsten Internodiums herunterreichen. Die bereits gestreckten Internodien haben, abgesehen von der Stammspitze, eine gleichmässige Durchschnittslänge (3,5—4,5 cm); trotzdem treten an den jüngeren von ihnen die Flügel in viel geringerer Länge auf als an den älteren.

So wurden z. B. an einem kräftigen Exemplare von *Cirsium palustre* Scop. 14 aufeinander von oben nach unten folgende Internodien gemessen. Ihre Länge (gerechnet vom unteren Ansatze des Blattes bis zum Blattwinkel) betrug: 3,7, 4,1, 4,9, 3,8, 3,9, 3,9, 4,3 cm u. s. w. Die Länge der Flügel aber in der gleichen Reihenfolge (Mittel zwischen den Längen beider Flügel): 0,6, 0,8, 1, 1,2, 1,3, 1,7, 2,2 cm u. s. w. bis 3,5 cm. Die Längen-

unterschiede zwischen beiden Flügeln waren: 0,1 bis 1,0 cm. Vom achten der 14 Internodien an übertraf stets mindestens einer der Flügel das Internodium selbst an Länge, mehrfach sogar beide.

Wie die Blattränder von *Cirsium*, so sind auch die Stammflügel vielfach gewellt, kraus und reich mit Stacheln besetzt. Meist stehen von diesen 3 oder 4 zusammen auf dem Rande eines lappenartig aus dem Flügel herausragenden Stückes angeordnet. Die Zahl dieser Höcker am Flügel wächst mit seiner Länge. Die kurzen der gemessenen besassen 1, die längsten 5 Höcker.

Bei Betrachtung dieser morphologischen Verhältnisse liegt es nahe, wenn man Berindung des Internodiums durch die Blattbasen erfolgen lässt, einen Zusammenhang zwischen dieser Erscheinung und der Entstehung der Flügel anzunehmen. Da nun aber die Länge der Flügel nicht der Länge der Internodien proportional ist, wie die obigen Messungsresultate erweisen, so erscheint es von vornherein nicht wahrscheinlich, dass die Flügel lediglich vom Wachsthum des Internodiums abhängig oder (im Sinne der Berindungshypothese), dass ihr Wachsthum mit dem Processe der Berindung gleichbedeutend sei.

Obwohl die primäre Anlage eines jeden Internodiums hierin nicht gleiches Verhalten zu zeigen braucht, so spricht doch nebenbei auch die an den Flügeln älterer Internodien auftretende grössere Zahl der Stachelhöcker für ein selbstständiges Wachsthum der Flügel auf dem Internodium. Es wird also bei der Untersuchung der Entstehung der Flügel sich zunächst darum handeln, ob der Flügel gleichzeitig mit dem Internodium angelegt wird und nachher lediglich durch die Streckung des Internodiums seine grössere Länge erhält. Erfolgt seine Anlage gleichzeitig mit dem Internodium, so wird der Ort seiner Entstehung einen Hinweis geben, ob wir einen Zusammenhang zwischen seinem Gewebe und dem des Blattrandes haben. Wird aber der Flügel später als das Internodium angelegt, so wird zu untersuchen sein, ob über das internodiale Gewebe etwa (wie es äusserlich den Anschein hat) der Blattrand als Flügel herunterwächst und wie er sich zur Streckung des Internodiums verhält.

Ich will hier gleich vorausschicken, dass ich an den jüngsten Internodien noch keine Anzeichen des Flügels finden konnte, dass dieser vielmehr sich am bereits beträchtlich gestreckten Internodium als Höcker oder Leiste erhebt. Die Anlage erfolgt am oberen Ende des Internodiums. Bezüglich der Streckung hielt ich

es für wesentlich, festzustellen, ob sie gleichmässig oder in bestimmter Gegend des Internodiums lokalisirt erfolgt.

Zur Beantwortung dieser Frage dienten mir directe Wachsthumsmessungen, die ich während mehrerer Wochen an in kräftigem Wachsthum begriffenen Exemplaren von *Cirsium palustre* Scop. anstellte. Mit Tusche wurden auf dem Stamme in Abständen von anfangs 1 cm, später auch 0,5 cm Marken angebracht und im Verlaufe des Wachsthums ihre Verschiebungen controllirt.

Hierbei ergab sich nun immer wieder mit Uebereinstimmung, dass die Hauptzone intercalaren Wachsthums in der untersten Partie des Internodiums liegt. An einem 25 mm langen Internodium betrug z. B. der Gesammtzuwachs nach bestimmter Zeit 2 mm. Dieser vertheilte sich auf die gesammte in 5 Strecken von je 5 mm getheilte Partie so, dass die oberen 3 Zonen von je 5 mm in ihrer Länge unverändert, die unteren 2 dagegen zusammen nun 12 mm lang waren. Dieses Ergebniss hat sich mir in anderen Beobachtungsfällen stets bestätigt. Für das Folgende wird es wichtig sein, zu wissen, dass nur die untere Partie der Internodien sich streckte.

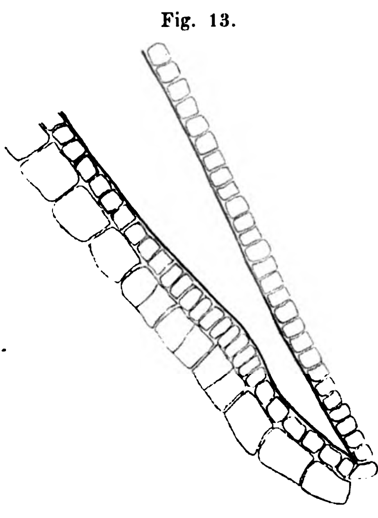
Ich untersuchte zunächst die jungen Scheitel von *Cirsium*. Der Contact ist in reichem Maasse vorhanden, das vierte und fünfte Blatt im Profil stehen meist noch in Contact. Die allein vom Zufall bedingte Richtung der Schnittebene kann indess über die bestehenden Contactverhältnisse leicht täuschen. Denn andere Objecte boten oberhalb des fünften Blattes bereits Internodien dar. Hier, oder auch an tiefer liegenden sehr jungen Internodien war noch keine Andeutung des Flügels zu sehen.

Die erste Anlage eines Flügels findet man an Internodien zwischen bereits beträchtlich grossen Blättern. An einer Stelle beginnen die Zellen der Epidermis, darnach auch die der zweiten und dritten Zellschicht sich stark durch quer zur Stammrichtung orientirte Wände zu theilen. Es entsteht, schon wenn die Epidermis allein sich in dieser Art zu theilen beginnt, eine flache Hervorwölbung, die zur Bildung des Flügels führt (Fig. 13). Es lässt sich nun weiter verfolgen, dass die Flügelbildung nach oben und unten am Internodium fortschreitet. Da es sich anfangs um kürzere Internodien handelt, so ist ihre Ausdehnung nach oben hin bald beschränkt, nach unten hingegen erfolgt die Entstehung der Höcker in stärkerem Maasse, da die Stelle der ersten Anlage

in Folge der Streckung bald relativ höher am Internodium zu liegen kommt.

Dass das untere Ende des Flügels durch Neubildung von Höckern aus dem Stamme eine Verlängerung erfährt, ist leicht nachzuweisen. Junge Höcker, im Aussehen und Gestalt ganz den Anfängen des Flügels auf jungen Internodien gleichend, sind nur schwer zu finden, namentlich da die Längsschnitte an diesen Stellen der älteren Internodien weniger leicht genau durch die betreffende Stelle zu führen sind. Es treten aber an jenen Punkten auch junge Stacheln auf, deren Entstehung eine zweite Stufe in der Entwickelung der Flügel bedeutet. Die jungen Stacheln sind an dem Chlorophyllinhalte ihres Basaltheiles zu erkennen, finden sich aber bisweilen auch auf älteren Flügelpartien vereinzelt. Im letzteren Falle haben wir es vermuthlich mit einer Folge der Streckung zu thun, an der der Flügel in seinem unteren Theile ohne Frage theilzunehmen hat. Trotzdem ich für die Entstehung des Flügels am oberen Theile des Internodiums alle Entwickelungsstadien gefunden habe, möchte ich doch noch einmal darauf zurückkommen, dass es sich bei den Bildern starker Zelltheilungen in den Randzellpartien des Internodiums, die als Ursprungsort des Flügels gelten sollen, nicht um Bilder der Streckungsvorgänge im Stamme handelt; denn der anatomische Befund auf Längsschnitten lehrt deutlich einen wesentlichen Unterschied im Aussehen der Zellreihen am oberen Ende des Internodiums, wo die Flügelbildung und am unteren, wo die Streckung vor sich geht. Während nämlich die Zelltheilungen am oberen Ende, die zur Flügelbildung führen, sich nur auf die äussersten drei Zellschichten erstrecken, lassen die anderen am unteren Ende gelegenen, die die Streckungszone darstellen, sich durch das ganze untere Stammstück verfolgen. Dieser Unterschied erklärt die verschiedene Bedeutung der Zelltheilungen an beiden Orten.

Fig. 13.



Flügelbildung am Internodium von *Cirsium palustre* Scop. 500 mal vergr.

Somit sehe ich in den Flügeln von *Cirsium palustre* Scop. Auswüchse des Stammgewebes. Dass sie später mit den Blattbasen in Berührung treten, ist keine Frage; allerdings sind Längsschnitte, die gemeinsam Blattrand und Stammflügel zeigen, nie deutlich zu erwarten, da die starke Kräuselung beider die Untersuchung erschwert. Uebrigens ist schon makroskopisch eine Art Einschnürung zwischen Blattrand und Stammflügel nicht zu verkennen.

Ich untersuchte in der gleichen Frage ferner *Cytisus sagittalis* Koch. Hier sind die breiten Stammflügel ziemlich straff und glatt, so dass es möglich war, erfolgreiche Längsschnitte durch den Knoten anzufertigen. Auch hier schliessen sich die Flügel an die Blattränder an. Ich führte die Schnitte daher in den Blattwinkel hinein, in der Ebene der Stammflügel. Auf den so gewonnenen Bildern fand ich zwar zunächst nur die schon äusserlich erkennbare sanfte Einschnürung des Schnittes, die der Lage des Knotens entspricht; ausserdem aber in der Mitte dieser Verschmälerung auf jeder Seite eine zum Rande etwa senkrechte, wenig gebogen auf den Knoten zulaufende Linie. In dieser glaubte ich sofort die Grenze zwischen Blatt- und Stammflügel zu sehen.

Zur Controlle dienten Querschnittserien, um auf einem Querschnitte die Stelle der Grenze zu erhalten. Ich begann eine solche Serie wenig unterhalb des Knotens, etwa an der Stelle, an der der Stammflügel die Durchschnittsbreite eben erreicht hatte, und führte sie bis zu dem Punkte durch, auf dem Blatt und Stamm getrennt im Schnitt auftreten. (Von der Veröffentlichung dieser Serienbilder glaubte ich um ihres Umfangs willen absehen zu dürfen.) Sie zeigen natürlich zunächst die zunehmende Einschnürung auf den Knoten zu, dann aber ergiebt sich aus ihnen, dass die scheinbar von den Blatträndern herunterlaufenden Flügel unmittelbar vor dem oberen Ende des Knotens nahezu verschwinden, bis sich über ihm die Ränder des freien Blattes ansetzen.

Die somit mikroskopisch noch viel deutlicher hervortretende Trennung der Flügel von den Blatträndern lässt sich mit dem Vorgang des Herunterlaufens, wie die Morphologie die Erscheinung auffasst, nicht wohl vereinigen.

Es giebt übrigens auch Fälle, an denen schon makroskopisch die Einschnürung bis zu einem Verschwinden der Flügel führt, so dass sich Blattränder und Flügel nicht mehr berühren. Ein solches Bild haben wir z. B. in *Lathyrus platyphyllos* Retz. und *L. lati-*

folius L. Die Gattung *Lathyrus* ist überhaupt ein gutes Beispiel für die Vielgestaltigkeit der Stammflügel. Wir finden unter ihren Arten solche mit sehr breiten Flügeln (wie die beiden eben genannten) und solche, bei denen die Flügel fast fehlen. Zu diesen gehört: *Lathyrus pisiformis* L. Diese besitzt indess scharf hervortretende Kanten, die in ihrer Lage den Flügeln anderer Species derselben Gattung entsprechen. Nun belehrten mich hier aber Querschnittsserien, dass diese Kanten oder schwach ausgebildeten Flügel in ihrem Auftreten und Verlauf vollständig mit dem Verlauf der Gefässbündel parallel gehen. Jedem durch Verzweigung neu auftretenden Gefässbündel entspricht in der Peripherie der Achse eine neue Kante, ebenso hat jede Verschmelzung zweier Bündel ein Eingehen einer Kante zur Folge.

Wenn wir nun an den kantenähnlichen Flügeln von *Lathyrus pisiformis* L., deren nächste Verwandte an Stelle der Kanten ausgebildete Flügel besitzen, den Zusammenhang ihres Auftretens mit dem der Gefässbündel erkennen, so kann man wohl auch die Vermuthung aussprechen, dass die Flügelbildung von ähnlichen Factoren abhängig sei. Denken wir daran, wie die Gefässbündel der Blätter in die des Stammes eintreten, so erscheint uns das Auftreten von Flügeln in der Richtung des Blattstieles oder an beiden Seiten in der Richtung der Blattränder erklärlich, eine Erscheinung, die den Ausdruck „folia decurrentia“ veranlasste.

Zusammenfassung.

Für die in der Literatur öfter auftretende Behauptung, dass das peripherische Stammgewebe seinen Ursprung aus dem des Blattes nehme, einem als „Berindung“ oder „Herunterlaufen der Blätter“ bezeichneten Vorgang, ist kein genügender Beweis vorhanden.

Für die entgegengesetzte Behauptung, dass nämlich das Rindengewebe ein ursprüngliches Stammgewebe sei, ist bei *Elodea* und anderen ähnlichen Objecten der Beweis mit Sicherheit geführt. Auch frühzeitige Scheidenbildung schliesst die Existenz freier Stammoberfläche und den Nachweis ihres Ursprungs am jugendlichen Zustand nicht aus, wie an *Zea Mais* gezeigt ist.

Die für Coniferen geführten Untersuchungen, die sich für die Blattnatur der Stammrinde aussprachen, sind in ihren Gründen

nicht stichhaltig. Für einige Formen ist der Nachweis des Gegentheils geführt.

Bei den Moosen lässt sich zu Gunsten der Annahme einer Berindung nichts Wesentliches anführen, dagegen die entgegengesetzte Behauptung auf Grund der Zellformen in hohem Grade wahrscheinlich machen. Aehnliches gilt für Equiseten.

Für die Stammflügel ist die nachträgliche Entstehung als Höckerbildung auf dem Stamme ohne Zusammenhang mit dem Blatte an *Cirsium* erläutert, auch mit Hilfe directer Wachsthumsmessungen ist ihr Verhältniss zum Stammwachsthum festgestellt.

Aehnliche Untersuchungen an *Genista sagittalis* stellten auch hier das Fehlen des Zusammenhangs mit dem Blatte ausser Frage, solche an *Lathyrus* deuteten den Zusammenhang des Ortes der Flügelbildung mit dem Gefässbündelverlauf an.

Das Material zu dieser Arbeit wurde von mir zum Theil in der Umgebung von Berlin gesammelt, zum Theil fand ich dasselbe im Universitätsgarten kultivirt vor. Für einen ferneren Theil bin ich Herrn Lehrer Lehmann vom Joachimsthalschen Gymnasium zu grossem Dank verpflichtet.

Vorliegende Untersuchung wurde im S.-S. 1900 auf Anregung von Herrn Geheimrath Schwendener im botanischen Institut der Universität Berlin begonnen und im Beginn des S.-S. 1901 zu Ende geführt. Für seine stete Leitung und gütigen Rathschläge bei meiner Arbeit erlaube ich mir meinem hochverehrten Lehrer meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Literatur-Verzeichniss.

Braun, A., Richtung der Saftströme in den Zellen der Characeen. Monatsber. d. Berl. Akad., 1852.

Čelakovský, L. J., Die Gliederung der Kaulome. Botan. Zeitung, 1901, p. 79.

Cramer, C., Botanische Beiträge (in: Nägeli und Cramer, Pflanzenphysiol. Untersuchungen, III), 1855.

Delpino, F., Teoria generale della filotassi, 1881.

Eichler, A. W., Coniferen (in: Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfam., II, 1) 1889.

Gaudichaud, C., Recherches sur l'organographie et la physiol. des végét. 1841.

Göbel, K., Vergl. Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane (Schenk, Handbuch der allg. Botanik) 1884.

Hofmeister, W., Vergl. Morphologie der Gewächse (Lehrb. d. phys. Botan., I, 2) 1868.
— —, Vergl. Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen, 1851.
— —, Referat über: Stenzel, K. G., Unters. über Bau u. Wachsthum der Farne, II. N. A. A. L. C. t. XXVIII, 1861, Flora 1863.
Jost, L., Die Theorie der Verschiebung seitlicher Organe durch ihren gegenseitigen Druck. Botan. Zeitung, 1899.
Koch, L., Die vegetative Verzweigung der höheren Gewächse. Jahrb. f. wiss. Botan., XXV, 1893.
Leitgeb, H., Beiträge zur Entwickelungsgesch. der Pflanzenorgane, I. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss., Wien, LVII, 1, 1868.
Nägeli, C. (u. C. Cramer), Pflanzenphysiol. Untersuch., I, 1855.
Lorenz, G. P., Moosstudien, I, 1864.
Potonié, H., Lehrbuch der Pflanzenpaläontologie, 1899.
— —, Die Metamorphose d. Pflanzen im Lichte paläontolog. Thatsachen, 1898.
Sachs, J., Lehrbuch der Botanik, 1874.
Schwendener, S., Die jüngsten Entwickelungsstadien seitlicher Organe u. ihr Anschluss an bereits vorhandene. Sitzungsber. d. Berl. Akad., 1895, II.
Spring, A., Monographie des Lycopodiacées, II. Mém. d. l'acad. roy. de Belgique, XXIV, 1850.

Die Athmung bei Hungerzuständen und unter Einwirkung von mechanischen und chemischen Reizmitteln bei *Aspergillus niger*.

Von

Ignacy Kosiński.

Mit Tafel III.

I. Die Versuche über den Einfluss des Hungerzustandes auf die Lebensprocesse des Schimmelpilzes.

Die von Pflanzen aufgenommenen Nahrungsstoffe werden theils zum Aufbau der Pflanze, theils zur Gewinnung der Betriebskräfte benutzt. Wie diese einzelnen Processe bei normalen Verhältnissen vor sich gehen, wie viel auf einen Theil der aufgenommenen Nährsubstanz aufgebaut, andererseits wie viel Kohlenstoff für dynamogene Zwecke in Form von Kohlensäure verbrannt wird u. s. w., das ist, wie bei höheren Pflanzen, so auch bei den Pilzen schon oftmals untersucht worden; viel weniger bekannt dagegen sind die Momente, die bei Abnahme der Nährstoffe in der Umgebung des Organismus hervortreten und die Veränderung der normalen Lebensthätigkeiten bewirken.

Bei höheren Pflanzen liegen solche Versuche in nur geringer Zahl vor, bei niederen fehlen sie, soviel mir bekannt ist, fast gänzlich[1]); da sie aber auf die Natur des Lebens Licht werfen können, so ist es von Interesse, der Sache näher zu treten und den Verlauf der Folgen des Hungerzustandes zu studiren.

In diesem Sinne habe ich mir als erste Aufgabe meiner Arbeit gestellt, nachzuweisen, auf welche Weise und mit welcher In-

1) Vorläufige Mittheilung im Botan. Centralbl. 1899 von A. Fleroff: „Einfluss der Nahrung auf die Athmung der Pilze" und zwei Versuche in der Arbeit von K. Puriewitsch: „Physiologische Untersuchungen über Pflanzenathmung". Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXV, Heft 4, 1900.

tensität die Athmungs- und Wachsthumsverhältnisse eines Schimmelpilzes sich ändern, wenn man ihm die Nahrung entzieht.

Als Object benutzte ich den Schimmelpilz *Aspergillus niger* und als Maass der Athmung die ausgeschiedene Kohlensäure, die nach der bekannten Pettenkofer-Pfeffer'schen Methode bestimmt wurde[1]).

Hier will ich nur hinzufügen, dass die dem untersuchten Organismus gegebene Luft nach der Befreiung von Kohlensäure durch eine in Wasser getauchte Spiralröhre geleitet wurde, um sie auf die gleiche Temperatur zu bringen, wie innerhalb des Kolbens. Ich bemerke, dass der Luftstrom durch einen Tropfaspirator erzeugt und die durchströmende Luftmenge mit Hilfe eines Gasometers der Firma „S. Elster—Berlin" gemessen wurde.

Zum Titriren wurde verdünnte Salzsäure gebraucht, von der 1 ccm einem mg CO_2 entspricht. Als Indicator wurde eine alkoholische Lösung von Phenolphtaleïn benutzt.

Um die Temperatur auszugleichen und die Kohlensäure, welche von der im Innern enthaltenen Luft stammte, aus dem Apparat zu entfernen, wurden Vorversuche angestellt. Sie dauerten 30 Min.; dann wurden, wie auch bei den Versuchen selbst, gleichmässig 3—4 Liter Luft durch die Röhre geleitet (was bei jedem Versuch bezeichnet ist). Die Versuche wurden bei der gleichen, durch einen Quecksilberregulator geregelten Temperatur durchgeführt.

Der Fehler, welcher durch die Absorption von Kohlensäure aus der Luft beim Ein- und Ausgiessen des Barytwassers entstand, wurde im Durchschnitt auf 0,7 mg CO_2 festgestellt.

Da die Methode Pettenkofer's nur einen einseitigen Begriff von dem Athmungsprocess giebt, indem sie nur die Menge der ausgeschiedenen Kohlensäure bestimmt, ohne die übrigen Verbrennungsproducte zu berücksichtigen, so wurde in einzelnen Fällen zur Controlle der Apparat von Godlewski[2]) in Anwendung gebracht.

Dieser Apparat zeigt die jedesmalige Abnahme an Sauerstoff während dieses Processes und ermöglicht so eine genaue Controlle der Athmungsenergie.

1) Näheres über die Methode in der Abhandlung von W. Pfeffer: „Ueber intramolekulare Athmung". Untersuchungen aus dem botan. Institut zu Tübingen, I. 1885. p. 637—644.

2) Den Besitz dieses Apparates verdanke ich der zuvorkommenden Freundlichkeit von Professor E. Godlewski, der ihn mir aus dem chemisch-landwirthschaftlichen Laboratorium der Krakauer Universität geliehen hat.



Die während des Versuches hervortretende Veränderung des Luftvolumens wurde nach der bekannten Formel:

$$\log v = \log v' + \log (b - b' - b'') - \log (1 + 00366\ t)$$

auf 760 mm Druck und 0° Temperatur reducirt[1]).

Das bei den Versuchen gebrauchte Kaliumhydrat besass eine Concentration von 15—20%.

Das mittelst Bariumchlorid gefällte kohlensaure Barium wurde mit einer gesättigten Lösung von kohlensaurem Barium, sodann mehrmals mit destillirtem Wasser gewaschen.

Neben den nach der obigen Methode ausgeführten Versuchen wurden, um die Temperatur im Innern des Apparates auszugleichen, auch die Vorversuche angestellt, die ½ bezw. 1 Stunde dauerten.

Vor Beginn des Versuches, wie auch beim Austausch der Lösungen wurde durch den Apparat jedesmal vor der Zusammenstellung Luft durchgeblasen, um die vor Anfang des Versuches angesammelte Kohlensäure zu entfernen. Um die ganze Menge des verbrauchten Sauerstoffes zu berechnen und das Verhältniss der ausgeschiedenen CO_2 zum verbrauchten O_2 feststellen zu können, wurde auch die Vorversuchszeit berücksichtigt, indem diejenige Energie der Athmung des Pilzes angenommen wurde, die während der ersten Stunde des eigentlichen Versuches berechnet war.

Für beide Arten meiner Versuche wurde der Schimmelpilz in Erlenmeyer'schen Kolben gezüchtet in der nach Wehmer zusammengesetzten Kulturflüssigkeit: in 100 ccm Nährflüssigkeit 1 g NH_4NO_3, 0,5 g KH_2PO_4, 0,25 g $MgSO_4 + 7\ H_2O$ und 5 g Rohrzucker.

Zur Kulturflüssigkeit wurde Wasser aus der Leitung benutzt. Ansäuerung mit Phosphorsäure (auf 1 Liter Nährlösung ½ ccm conc. Phosphorsäuresyrup) vor dem Sterilisiren. Die auf 100 ccm Nährboden ausgesäten Kulturen wurden bei einer Temperatur von 30—35° C. gezüchtet.

A. Einfluss des Hungerzustandes auf die Athmung.

Zur Darstellung des Abhängigkeitsverhältnisses zwischen der Lebensintensität des Pilzes und der dargereichten Nahrung und

1) Eine genaue Beschreibung dieser Methode enthält die Abhandlung von E. Godlewski: „Beiträge zur Kenntniss der Pflanzenathmung". Sep.-Abdr. aus Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XIII, Heft 3, 1882, p. 8.

zwischen dem Athmungsprocess und der qualitativen Zusammensetzung der Nährlösung dienen die in dem experimentellen Theil dieser Arbeit angeführten Versuche A. I—XVI und B. I—II.

Vor allem war es mir interessant zu untersuchen, in welcher Weise sich die Lebensfunctionen des gegebenen Organismus ändern, sobald man ihm plötzlich die Nahrung entzieht.

Zu diesem Zweck wurde der in Wehmer'scher Nährflüssigkeit gezüchtete Pilz durch Ausgiessen der Nahrung und mehrmaliges Auswaschen der Pilzdecke mit Leitungswasser oder isotonischen Lösungen von mineralischen Salzen in den Hungerzustand versetzt.

Durch Vergleichung der in derselben Zeit ausgeschiedenen Kohlensäuremengen vor und nach dieser Maassregel wurde aus den Differenzen der Unterschied in der Athmungsenergie erkannt.

Die Pilzkultur wurde bis zur Ausbildung einer compacten, einheitlichen Pilzdecke gebracht; durch vorsichtiges Umdrehen des Kolbens konnte man bequem die Nährflüssigkeit ausgiessen; ähnlich auch wurde die Waschung des Mycelium durchgeführt.

Die Flüssigkeiten zum Auswaschen der Pilzdecke wurden in derselben Menge wie die Nährflüssigkeit angewendet, nämlich 100 ccm; um aber die Waschung möglichst gründlich durchzuführen, liess man die Flüssigkeit jedesmal 2 ½ Minuten in Contact mit der Pilzdecke stehen.

Die Waschung wurde in der beschriebenen Weise gewöhnlich fünfmal vorgenommen und — sofern nicht das Gegentheil vermerkt ist — wurden die weiteren Athmungsversuche auf demselben Medium gemacht, welches mir zum Auswaschen diente. Vor jedem Versuch wurde die Nährflüssigkeit gegen frische gewechselt, um auf diese Weise den durch Absorption der Kohlensäure durch die später angewendeten Flüssigkeiten entstehenden Fehler einheitlich zu machen.

Sowohl diese, wie auch die folgenden Versuche, welche über einen Tag dauerten, wurden in der Nacht nicht unterbrochen. Auch in dieser Zeit wurde ein Luftstrom von gleicher Schnelligkeit durchgeleitet, um so nach Möglichkeit die das Resultat des Versuches modificirenden Einflüsse zu entfernen. In solchen Fällen vertraten U-Röhren mit Natronkalk die Stelle der Röhren mit Barytwasser.

Bevor ich jetzt die Folgen der Entziehung von Nährzufuhr bespreche, will ich zuerst die zur Waschung der Pilzdecke gebrauchten Flüssigkeiten anführen.

Da die Verwendung von Leitungswasser osmotische Veränderungen zur Folge haben könnte, so habe ich an seiner Stelle isotonische Lösungen von Mineralsalzen benutzt. Die anfangs verwendeten Salze KNO_3 und K_2SO_4 erwiesen sich als nicht geeignet, denn, wie aus Versuch A. IV—XI ersichtlich, regten sie zur Athmungsthätigkeit an und verdeckten so den thatsächlichen Verlauf des Verbrennungsprocesses. Natriumchlorid erwies sich als am wenigsten reizend, deshalb wurden isotonische Lösungen dieses Salzes bei meinen Versuchen in der Regel gebraucht.

Unabhängig von der Art wie die Versetzung in den Hungerzustand geschah, ob durch Auswaschen mit Wasser oder mit isotonischen Lösungen, das Ergebniss war immer das nämliche: eine plötzliche Verminderung der Athmung in extremen Fällen über 50% der in normalen Umständen ausgeschiedenen Kohlensäure. Im weiteren Verlaufe verminderte sich der Athmungsprocess mehr oder minder gleichmässig weiter in Abhängigkeit von der Individualität des untersuchten Pilzes. Wurde dem Pilze wieder normale Nährlösung geboten, so stieg die Athmungsenergie in kurzer Zeit auf die vorherige Höhe.

Bemerkenswerth ist hier die Schnelligkeit, mit welcher die veränderten äusseren Lebensbedingungen, d. h. Nährstoffabnahme und -Zufuhr in dem Verlaufe der physiologischen Processe des Pilzes zur Geltung kommen. Schon in der ersten Stunde nach Auswaschen des Mycelium zeugt die schon bedeutend verminderte Kohlensäureproduction von der plötzlichen Aenderung in den Lebensprocessen in der Zelle des Pilzes; diese Aenderung aber berührt, wie die noch angeführten Versuche zeigen werden, nicht nur das quantitative, sondern auch, bei längerem Hungerzustande, das qualitative Verhältniss.

Fragen wir uns nach der Ursache dieser Erscheinung, so ist es das nächstliegende, sie in der Thatsache zu suchen, dass der regelmässige Nahrungszufluss von aussen zum Organismus durch Waschung der Pilzdecke unterbrochen ist. — Die Folge dieser Nahrungsentziehung ist, dass der Organismus genöthigt wird, seine physiologischen Processe einzuschränken. Je nach der Quelle des jedesmal in Anspruch genommenen Respirationsmaterials zeigt sich das Ergebniss der Aushungerung in zwei aufeinanderfolgenden verschiedenen Phasen: a) in einer starken und plötzlichen Herabminderung der Athmungsenergie in Folge Mangels an rohem

Nahrungsmaterial; b) in einer darauf folgenden langsamen Verminderung des Verbrennungsprocesses, in Folge einer Erschöpfung der plastischen Stoffe der Zelle. Bietet man wieder frische Nahrung dar, so kommt der Organismus in kurzer Zeit in normale Lebensverhältnisse.

Man muss also die verringerte Athmungsenergie auf die Veränderung der Ernährungsverhältnisse zurückführen; ihre plötzliche Erniedrigung weist auf sehr schnellen Verbrauch der gebotenen Nahrung hin.

Dass die Reizungen, denen der Organismus durch plötzlichen Wechseln des Mediums unterworfen war, nicht als Ursache des plötzlichen Wandels in den physiologischen Functionen anzusehen sind, das zeigen die Ergebnisse des Versuches B. III.

An die Reizbarkeit des Plasmas ist der schnellere Stoffwechsel gebunden, welcher nach aussen durch die Zersetzungsproducte sichtbar wird. Zu den Mitteln, eine solche Reizung hervorzurufen, gehören unter anderem auch gewisse Metallsalze, von diesen sind aber die Zinksalze besonders hervorzuheben.

Wäre also die verringerte Kohlensäureproduktion die Folge der in diesem Sinne wirkenden Plasmareizbarkeit, so müsste sie durch entgegenwirkendes (vergl. Abschnitt IV), nach Auswaschen zugesetztes Zinksulfat wenigstens neutralisirt werden. Dies ist aber, wie der erwähnte Versuch zeigt, nicht der Fall. Als an Stelle der Nährflüssigkeit nach dem Auswaschen eine isotonische Lösung von Natriumchlorid mit Hinzufügung von 0,003 % $ZnSO_4$ gegeben wurde, da hielt dies die darauf folgende Verminderung des Athmungsprocesses nicht auf. Die Verminderung erreichte eine niedrige Grenze, nämlich über 50 % der vorher verbrauchten Sauerstoffmenge und die Wirkung des Zinks konnte man höchstens in der gleichmässiger verlaufenden Athmung erblicken.

Es war schon im voraus zu erwarten, dass die Wirkung der partiellen Aushungerung verschieden sein würde, abhängig davon, ob wir aus der Umgebung des Pilzes die mineralischen Bestandtheile, oder den Zucker entfernen. Die in dieser Absicht durchgeführten Versuche A. XII—XV bestätigen dies vollkommen. Denn, nachdem wir die Pilzdecke mit einer isotonischen Zuckerlösung (A. Versuch XII und XIII) oder mit einer 5 % Rohrzuckerlösung ausgewaschen hatten, wobei die übrigen mineralischen Bestandtheile durch eine isotonische Menge NaCl vertreten werden (A. Vers. XIV), so erblicken wir keine bemerkenswerthen Unter-

schiede in der Athmungsenergie; dieser Process verläuft, dank dem Zucker, ohne irgendwelche Aenderung (A. Vers. XII und XIII) oder mit einer unbedeutenden, feststehenden Verminderung (A. Vers. XIV) während einer längeren Zeit. Das Auswaschen dagegen mit Flüssigkeit, die neben allen Mineralstoffen statt 5 % Rohrzucker entsprechende isotonische Menge (0,565 %) NaCl enthielt, hat ganz analoge Resultate hervorgerufen, welche wir bei Verhungerung mit isotonischer NaCl-Lösung erhalten haben. Der Verbrauch des Respirationsmaterials (Zucker) war also in unserem Falle bedeutend schneller, als derjenige der mineralischen Bestandtheile, ohne welche der Pilz längere Zeit, nämlich zwei Tage, ohne bedeutendere Schwankungen in der Athmungsenergie leben konnte (vergl. Vers. XIII A.).

Aehnlich verhält sich nach den Untersuchungen Fleroff's *Mucor mucedo*, der ebenfalls nur geringe Mengen von Nahrungsstoffen anzusammeln befähigt ist und folglich die dem Substrat entnommene Nahrung direct verarbeitet; während hingegen die Fruchtkörper von *Agaricus campestris* nach Entziehung von Nahrung und Wasser noch längere Zeit im Stande sind in normaler Weise zu athmen und zu wachsen.

Ich kehre zu dem experimentellen Theile meiner Arbeit zurück. Hier muss ich bemerken, dass der plötzliche Uebergang aus dem normalen Athmungszustand in denjenigen während des Hungerzustandes — und umgekehrt — nicht in allen meinen Versuchen mit gleicher Schärfe hervortrat. Je nach der Genauigkeit, mit welcher die Nahrungstheilchen aus dem compacten Mycelium ausgewaschen werden und der dadurch hervorgerufenen modificirenden Wirkung der nicht ausgewaschenen Nahrung, sowie je nach dem Alter der betreffenden Individuen verlief die veränderte Athmung in einer mehr oder minder typischen Weise. Die nicht immer mit gleicher Kraft auf einmal wiederkehrende Athmung nach Hinzufügung der normalen Nährflüssigkeit lässt sich dadurch erklären, dass die Nahrung gewisse Zeit braucht, um in die Umgebung der tiefer befindlichen Fäden der Pilzdecke zu gelangen.

Bekanntlich scheiden die Pilze neben Kohlensäure und Wasser auch noch andere Athmungsproducte aus, nämlich organische Säuren, wie Oxalsäure, Citronensäure u. s. w., die sich zuweilen in grösseren Mengen ansammeln können. Es war demnach die sich aufdrängende Frage begründet: Ist die geringere Ausscheidung

von Kohlensäure, die sogleich nach Eintreten des Hungerzustandes erfolgt, nicht Folge einer Veränderung der Qualität des Processes in der Zelle? Ist die geringere Ausscheidung dieses Gases thatsächlich die Folge einer Verminderung der Athmungsthätigkeit, oder bleibt diese die gleiche und nimmt nur die Kohlensäureproduction zu Gunsten einer entsprechend vermehrten Erzeugung organischer Säure ab?

Da aber die Pettenkofer'sche Methode nur eine einseitige Untersuchung des Athmungsprocesses durch Bestimmung der ausgeschiedenen Kohlensäure zuliess, so mussten diese Versuche, wenigstens zum Theil nach einer anderen Methode, die diesen Vorgang auch in seinen Einzelheiten klarlegen würde, wiederholt werden.

Das entscheidende Moment der vor sich gehenden Athmung ist unstreitig die Menge des während des Processes verbrauchten Sauerstoffs und zur Bestimmung des letzteren ist der Apparat von Godlewski der passendste. Die mittelst dieser Methode durchgeführten Versuche mit der Aushungerung des Pilzes ergaben, wie die Versuche I und II B. zeigen, mit den früheren analoge Resultate, dass nämlich nach Entziehung der Nahrung die Athmungsenergie thatsächlich plötzlich fällt und zur früheren Intensität zurückkehrt, sobald die Nahrung restituirt wird. Es unterliegt hiernach keinem Zweifel, dass durch Verhungerung die Athmungsenergie des *Aspergillus niger* thatsächlich vermindert wird, und zwar in Folge des schnellen Verbrauchs der im Pilze angesammelten Nahrung, welche in normalen Lebensbedingungen dem Substrat entnommen wird und direct im physiologischen Process verarbeitet wird.

Indem wir bei Anwendung dieser Methode im Stande waren, gleichzeitig die Menge des verbrauchten Sauerstoffes wie auch der ausgeschiedenen Kohlensäure zu bestimmen, so benutzten wir die erhaltenen Resultate zur Feststellung des Verhältnisses dieser Gase, die in einzelnen Phasen unserer Versuche hervortraten. Da wir bei Berechnung der ganzen Menge des verbrauchten Sauerstoffs eine Correctur einführen müssten (davon war schon bei Beschreibung der Godlewski'schen Methode die Rede), so haben die erhaltenen Resultate nur einen wahrscheinlichen Werth; sie genügen aber, wenn diese relativen Resultate nur untereinander zum Vergleich dienen sollen.

Schon seit Saussure ist es bekannt, dass das bei der Keimung der Fettsamen ausgeschiedene Volumen der Kohlensäure ein ge-

ringeres ist, als dasjenige des zu dieser Zeit aufgenommenen Sauerstoffs. Die Ursache dessen müssen wir in der Thatsache suchen, dass hier bei der Athmung das Fett, und nicht, wie bei den Stärkesamen, die Kohlenhydrate verbrannt werden. Da jedes Fett eine sauerstoffarme Verbindung ist, so bedarf es bei der Verbrennung des Sauerstoffs der Luft nicht nur zur Oxydation des Kohlenstoffs, sondern auch zur Oxydation des Wasserstoffs, während das bei der Verbrennung der Kohlenhydrate zum Theil schon durch den Verbindungssauerstoff bewirkt wird.

Wenn wir hinzufügen, dass bei diesem Verbrennungsprocess noch ein Theil des Sauerstoffs zur Bildung der Kohlenhydrate aus Fett verbraucht werden kann, so wird es verständlich, dass die Menge des in diesen Processen verbrauchten Sauerstoffs grösser sein wird, als die Menge der ausgeschiedenen Kohlensäure, d. h. dass auch das Verhältniss der ausgetauschten Gase $\left(\frac{CO_2}{O_2}\right)$ geringer sein wird, als das bei Oxydation der Kohlenhydrate erhaltene.

Wenn wir jetzt diese Thatsachen auf die Resultate unserer Versuche (B. I und II) anwenden wollen, so müssen wir annehmen, dass die nach dem Auswaschen hervortretende Verminderung des Verhältnisses $\frac{CO_2}{O_2}$ die Folge anderer, sauerstoffärmerer Verbrennungskörper ist, welche nach Entziehen des Zuckers als Vorrathsmaterial im Athmungsprocess verbraucht werden.

Wird nach Zugabe von Normalnährlösung der Zucker für den Pilz wieder disponibel, so tritt eine Verminderung der aufgenommenen Sauerstoffmenge und somit das Verhältniss $\frac{CO_2}{O_2}$ in die früheren Grenzen.

Die Veränderung dieser Verhältnisse $\frac{CO_2}{O_2}$ zur Zeit der Athmung im Normal- und Hungerzustande hat für uns eine entscheidende Bedeutung; sie beweist nämlich ganz deutlich die Abhängigkeit der Athmung von dem jeweilig zur Verfügung stehenden Kohlenstoffmaterial und giebt uns die Möglichkeit, seinen chemischen Charakter zu erkennen und dadurch die Quelle der in den einzelnen Phasen des Respirationsprocesses benutzten Stoffe zu bestimmen. Der mit der Nährlösung entzogene Zucker wird in dem Athmungsprocess durch Vorrathsmenge der sauerstoffärmeren Stoffe (Fett, organische Säure u. s. w.) in der Zelle

des Pilzes vertreten. — Zu einer anderen Schlussfolgerung ist Puriewitsch[1]) auf Grund zweier am Schluss seiner neuen Arbeit beigefügten Versuche mit Aushungerung des *Aspergillus niger* durch Wasser und 2% Dextroselösung gekommen. Den durch verminderte Athmungsenergie verringerten Quotienten $\frac{CO_2}{O_2}$ schreibt er nämlich mit Wahrscheinlichkeit den bei Mangel der Rohnährstoffe sich zersetzenden Eiweisskörpern des Protoplasmas zu.

Diese Anschauung, in welcher die im Körper des Pilzes sich befindenden Vorrathsmaterialien nicht berücksichtigt werden, geht, wie mir scheint, zu weit. Der nach Verhungerung constant auf demselben Niveau sich erhaltende verminderte Quotient $\frac{CO_2}{O_2}$ müsste in erster Reihe als Resultat von der Verbrennung anheimfallenden sauerstoffärmeren Vorrathsstoffen, wie Fett, organische Säure u. s. w., angenommen werden.

Die beigefügten Curven auf Tafel III veranschaulichen graphisch den Einfluss des Hungerzustandes im Verhältniss zu der ausgeschiedenen Kohlensäure und dem entnommenen Sauerstoff in den besprochenen Fällen. Die Zahlen auf der Ordinate bezeichnen die Milligramme der Kohlensäure (CO_2) eventuell des Sauerstoffes, wogegen die Zeit in Stunden auf der Abcisse angegeben ist.

B. Einfluss des Hungerzustandes auf das Wachsthum.

Die Versuche wurden in hängenden Tropfen gemacht und zwar in einer feuchten Kammer, die durch einen mit Paraffin auf den Objectträger geklebten Glasring hergestellt war.

Die in Tropfen der verdünnten Nährflüssigkeit (1 g Mineralbestandtheile auf 1 l Wasser mit 0,5% Rohrzucker) austreibenden Keimschläuche wurden unter dem Mikroskop mit einem Mikrometer gemessen.

In Anbetracht der bei der Versetzung in den Hungerzustand auszuführenden Auswaschung wurde das Deckglas vor Einlegung des Nahrungstropfens mit einer dünnen Schicht von sterilem (mit

---

1) K. Puriewitsch, „Physiologische Untersuchungen über Pflanzenathmung". Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXV, Heft 4, 1900, Sep.-Abdr. p. 30.

Wasser ausgelaugtem) Agar-Agar (1,5%) bezogen, damit die festgebliebenen Sporen und später die Pilzfäden bei den auszuführenden Handlungen unberührt blieben. Die Sterilität des Agar-Agar wurde durch vergleichende Versuche festgestellt.

Bei der Saat der Sporen wurde darauf geachtet, dass nur ein oder höchstens einige Individuen sich auf dem Deckglas befanden, was sich durch Vermischen einer geringen Menge Sporen mit Wasser im Probirglase ausführen liess.

Die zum Messen benutzten Individuen befanden sich im ersten Stadium (12 h nach der Saat) ihrer Entwickelung. — Zur Waschung der jungen Pilze auf dem Deckglase wurde die Steinbach'sche Siebdose benutzt; die in die letztere hineingestellten Gläser wurden durch langsames Auf- und Abbewegen in der zum Waschen der Kulturen dienenden Flüssigkeit binnen mehrerer Minuten ausgewaschen.

Aehnlich wie früher bei der Untersuchung des Einflusses des Hungerzustandes auf die Athmnng wurde auch hier zuerst Leitungswasser zum Waschen verwendet. Das Ergebniss dieser Waschung mit Wasser, wie auch mit der dazu gebrauchten isotonischen Flüssigkeit (0,104% NaCl) erwies sich jedoch als quantitativ verschieden von dem, welches wir bei der Athmung erhalten hatten. Dort äusserte sich der Einfluss des Hungerzustandes in einem plötzlichen starken Sinken der ausgeschiedenen Kohlensäuremenge, hier hörte das Wachsthum vollständig auf, und kehrte erst zur früheren Intensität zurück nach Hinzufügung der Nahrung (C. Versuch I bis VI).

Wir können also eine quantitative Verschiedenheit in dem Einfluss desselben Factors, des Hungers, auf die einzelnen physiologischen Functionen des Organismus feststellen, sowie eine verschiedene Empfindlichkeit der letzteren (Functionen) auf äussere Reize anzeichnen.

Bei dieser Erscheinung begegnen wir wieder der uns bekannten Thatsache, dass mit einem Wechsel der obwaltenden Verhältnisse die Athmungsenergie in ungleichem Maasse in Arbeit umgesetzt wird und dass bei Unzulänglichkeit der Betriebs- und Lebensbedingungen zuerst die einzelnen Functionen zum Stillstand kommen und erst bei fortdauernden ungünstigen Verhältnissen der Tod des Organismus erfolgt.

Es liegt dies in der Tendenz zur Oekonomie im Organismus, dass er bei ungünstigen Lebensbedingungen seine physiologischen

Functionen auf die wichtigsten einschränkt, um auf diese Weise seine Existenz auf möglichst lange Zeit zu sichern. — Dieselbe Tendenz bemerken wir auch in unserem Falle bei Aushungern des Organismus, wo der Nahrungsmangel im Substrat den Pilz dazu gezwungen hat, seine normalen physiologischen Functionen, nämlich Wachsthum und Respiration einzuschränken und zwar in ungleichem Maasse.

Gleichzeitig haben wir in dieser Erscheinung einen neuen Beweis dafür, dass, wenngleich zwischen der physiologischen Verbrennung und dem Wachsthum eine gewisse Abhängigkeit besteht, sie als unumstösslich nicht angesehen werden darf.

Anders gestalten sich die Wuchsthumsverhältnisse, wenn man bei der Abhungerung isotonische Zuckerlösungen ohne Mineralsalze anwendet (0,936 % Rohrzucker oder 0,463 % Traubenzucker). In diesen Fällen (C. Versuch IX—XXIV) bei theilweisem Hungerzustand (ein vollkommener ist wegen Vorhandensein des Zuckers unmöglich) ist das Wachsthum für längere (bei Rohrzucker) oder kürzere (bei Traubenzucker) Zeit aufgehalten, dann aber setzt es wieder ein und obgleich es ein weit langsameres ist, schreitet es doch fort fast bis zum Absterben des untersuchten Theiles des Organismus.

Interessant ist der Vorgang, der sich unter solchen Umständen in dem Pilzorganismus abspielt.

Die meisten Hyphen, abgesehen von einzelnen, die ihr Wachsthum gänzlich einstellen, wachsen weiter und verzweigen sich in normaler Weise. Dabei werden aber die Fäden dünner und im Protoplasma treten grosse Vacuole auf. Endlich hört auch hier das Wachsthum auf; das Protoplasma ist in den meisten Zellen nur in sehr dünner Schicht vorhanden; allein eine oder mehrere Zellen sind von dichtem Plasma erfüllt. Diese umgeben sich weiterhin mit einer dicken Membran und grenzen sich so gegen die anderen absterbenden plasmaarmen Zellen ab. Nach einiger Zeit erhalten sie eine keulenförmige Gestalt und beginnen Conidien auszubilden; so wird die Art vor Untergang gerettet.

Wie sich die Wachsthumsverhältnisse während dieses Vorganges gestalten, zeigt, einer unter vielen, der Versuch C. XIII.

Ich muss noch bemerken, dass trotz des Stillstandes im Wachsthum das Leben noch einige Zeit im Faden bleibt; schliesslich stirbt er ab bis auf einige Zellen, die sich mit Hilfe der den anderen entzogenen Stoffe erhalten können.

Das Schlussergebniss, wie es uns sich beim Färben mit Anilinblau (Reaction gegen lebendiges Plasma) zeigt, ist dies: die meisten Fäden sind vollständig abgestorben, einzelne nur theilweise. In diesen zeichnen sich von den übrigen Zellen die mit einer dicken Membran umgebenen Fortpflanzungszellen durch grelle Farbe und starke Lichtbrechung des Plasmas aus.

Dieser Vorgang dauert 1—2 Tage nach dem Auswaschen.

Um nachzuweisen, wie lange der Pilz nach Nahrungsentziehung leben kann, wurden die jungen Keimschläuche mit Leitungswasser ausgewaschen und nachher untersucht. Die beobachteten Pilzindividuen (C. XXIII und XXIV) zeigten in diesem Falle keinen Wechsel in der Grösse und mit Anilinblau behandelt waren sie nach 24, zuweilen sogar nach 48 Stunden noch am Leben.

Kehren wir zu den Erscheinungen zurück, die wir nach der Waschung mit isotonischen Zuckerlösungen und zwar bei Anwendung von Traubenzucker statt Rohrzucker, beobachten konnten, so ist vorerst zu bemerken, dass der Einfluss der Waschung selbst, soweit die angeführten Versuche (C. VII und VIII) es gestatten, auf Null reducirt werden kann.

Auf die Frage, warum das Mycelium überhaupt nach Auswaschen in der Zuckerlösung, bei einem Mangel an anderer Nahrung, noch in Wachsthum fortgeschritten ist, kann man nur mit der Annahme antworten, dass die in den Zellen vorhandenen unorganischen Vorrathsstoffe bei gleichzeitigem Vorhandensein von Zucker eine geringe Production von anorganischer Substanz für den Aufbau der Zelle möglich machten. Was die ungleiche Schnelligkeit in dem wiederkehrenden Wachsthum nach Waschung mit den verschiedenen Zuckerarten anbetrifft, so ist die Erklärung in der chemischen Zusammensetzung der beiden Körper zu suchen. Denn, während der Rohrzucker, bevor er in den Stoffwechsel eintreten kann, erst invertirt werden muss, kann der Traubenzucker unmittelbar in dem Lebensprocess verwendet werden.

Die ersten Momente nach der Waschung verbraucht der Organismus zum Sammeln eines genügenden Athmungsmaterials (nach dem Auswaschen mit Rohrzucker äussert sich die Athmung garnicht), und erst, wenn das Bedürfniss befriedigt ist, wird das Mehrproduct — das nun regelmässig auftritt — zusammen mit den in der Zelle sonst enthaltenen Mineralbestandtheilen auf das Wachsthum verwendet.

Dass das Vorhandensein des Traubenzuckers die Ursache des schneller wiederkehrenden Wachsthums ist, diese Annahme scheinen die vergleichenden Versuche C. XIV—XIX zu bestätigen. In diesen Versuchen sind die in einer isotonischen Lösung von Rohrzucker gewaschenen Pilze später zum Wachsthum zurückgekehrt, als die mit einer ebensolchen, aber vor der Sterilisation mit Phosphorsäure angesäuerten Lösung gewaschenen. In dem letzteren Falle wurde der Rohrzucker bei Vorhandensein von Säure und bei der hohen Temperatur theilweise oder vollständig invertirt. Ebenso erklärt sich das ununterbrochene Wachsthum nach Auswaschung des Pilzes in der normalen Nährflüssigkeit, welche auch invertirten Rohrzucker enthalten hatte.

Stellen wir endlich den Einfluss des Hungerzustandes auf die Athmung und das Wachsthum des *Aspergillus niger* zusammen, so müssen wir die vor sich gehenden Veränderungen auf die Ernährung zurückführen, nach der sich die physiologischen Vorgänge im Organismus richten müssen. Die nach vollständiger Entziehung der Nahrung verminderte Athmung geht bei *Aspergillus niger* auf Kosten der plastischen Vorrathsmaterialien vor sich, da der Organismus nicht die Fähigkeit besitzt die Rohmaterialien im Innern der Zellen in ansehnlicher Menge anzuhäufen.

II. Versuche über den relativen Werth des Respirationsmaterials.

Zahlreiche vergleichende Versuche mit Pilzen haben zur Genüge die Abhängigkeit constatirt zwischen der Entwickelung des Organismus und der Qualität der in der Nahrung gegebenen organischen Kohlenstoffverbindung. Nägeli (auf Grund seiner Versuche mit *Penicillium glaucum* und *Aspergillus niger*) hat sogar eine Reihe von Kohlenstoffverbindungen je nach ihrem Nährwerth aufgestellt, die von Zopf in folgender Reihenfolge gegeben werden:

1. Die Zuckerarten;
2. Mannit, Glycerin;
3. Weinsäure, Citronensäure, Bernsteinsäure;
4. Essigsäure, Methylalkohol, Chinasäure;
5. Benzoesäure, Salicylsäure;
6. die C-quellen in Methylamin, Phenol.

Obgleich diese Reihenfolge sich nicht bei allen niederen Organismen bestätigt[1]), so habe ich sie mit Rücksicht auf das Versuchsobject *Aspergillus niger* meinen Angaben einverleibt, um einen Vergleich mit meinen Ergebnissen, die später mitgetheilt werden, zu erleichtern.

In meinen Versuchen (A. XVI—XVIII) habe ich versucht den Zusammenhang zwischen den einzelnen oben mitgetheilten organischen Verbindungen darzustellen, wenn man ihren Nähr- und Respirationswerth mit einander vergleicht. Die Verbindungen, welche als Kohlenstoffquelle verglichen werden sollten, waren: Zucker, Glycerin und Weinsäure.

Bei der Untersuchung des Respirationswerthes dieser Körper nahmen wir die isotonische Menge zum Ausgangspunkt.

Da die Pilze die Fähigkeit der Election von organischen Nährstoffen haben (Pfeffer: Physiologie Bd. I, A. II., p. 376), so wurde die Pilzdecke vor der Darreichung frischer Nährflüssigkeit mit anderem Kohlenstoffmaterial, mit einer isotonischen Lösung von Natriumchlorid gewaschen, um so die eventuelle modificirende Wirkung der Zuckerreste unmöglich zu machen.

Die auf diese Weise mit einer isotonischen Glycerinmenge (= 5% Rohrzucker) durchgeführten Versuche stellten ein Sinken der ausgeschiedenen Kohlensäure fest, und zwar um $^1/_5$—$^2/_5$ der bei normaler Athmung mit Zucker enthaltenen Menge.

Diese Unterschiede waren dagegen nicht vorhanden, als an Stelle des Zuckers eine isotonische Menge freie Weinsäure gesetzt wurde (siehe Taf. IV).

Bei Besprechung von ähnlichen vergleichenden Versuchen über den Einfluss verschiedener Kohlenstoffquellen auf die Production der Pilzmasse von *Aspergillus niger* betont Kunstmann[2]) die verschiedenen Kohlenstoffmengen in der gegebenen Nahrung als Ursache der ungleichen Ergebnisse, und zwar auf Grund der parallell verlaufenden ungleichen Production an Pilzmasse im Verhältniss zu einem Theil Kohlenstoff des untersuchten Athmungsmaterials.

---

1) Vergl. bei Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. I, Aufl. II, Cap. VII.

2) Hugo Kunstmann, Ueber Verhältniss zwischen Pilzernte und verbrauchter Nahrung. Dissertation 1895, p. 27.

Seine Zahlen lauten wie folgt:

Die Nahrung enthielt g C:

bei Anwendung von	5 %	Zucker . .	1,05,
„ „ „	4 %	Glycerin .	0,70,
„ „ „	3 %	Chinasäure .	0,60.

Auf einen Theil C kamen in den verschiedenen Fällen 0,95, 0,77 und 0,55 Gewichtstheile der in derselben Zeit producirten Pilzdecke.

Auf dieser von Kunstmann gegebenen Zusammenstellung scheint seine Annahme basirt zu sein, dass eine Abhängigkeit existire zwischen der Production der Pilzmasse und der Kohlenstoffmenge, die der Nahrung in der Form von Respirationsmaterial hinzugefügt wird.

Dass diese, übrigens schon längst erledigte Annahme sich nicht auf die Respiration bezieht, zeigen die Versuche XIX und XX A., in denen der Zucker der normalen Nährflüssigkeit durch 5 % Glycerin ersetzt ist; diese enthält in Summa bei Gebrauch von 5 % fast ebensoviel Kohlenstoff (5 g Rohrzucker = 2,1 g C, dagegen dieselbe Gewichtsmenge Glycerin = 1,88 g C) wie das vorher verwendete Kohlenhydrat und doch sind keine Aenderungen zu Gunsten des Glycerins erfolgt. Denn die grössere Athmung, die in Versuch XIX A. nach Darreichung der Nahrung mit 5 % Glycerin erfolgte, ist der während des Versuchs angewachsenen Pilzmasse zuzuschreiben. Dieses Wachsthum ist dank dem geringen Alter des Organismus (er war zwei Tage alt) mehr in die Erscheinung getreten. Die Wirkung des Wechsels der Nahrung mit Glycerin gegen die normale Nährflüssigkeit bestätigt diese Annahme vollkommen.

Wenn wir jetzt auf Grund der bisherigen Experimente das verwendete Kohlenstoffmaterial nach seinem Respirationswerth für den Pilz *Aspergillus niger* ordnen, so müssen wir die Weinsäure vor das Glycerin setzen, dem Zucker aber die erste Stelle anweisen. Auch die Chinasäure, die ihrem Nährwerth nach den anderen nachsteht, ist, nach den Versuchen von Kunstmann (l. c., p. 40) zu urtheilen, in der Leichtigkeit ihres Eingreifens in den Athmungsprocess auf gleiche Stufe mit Rohrzucker zu stellen, wenn sie ihn nicht übertrifft.

Die Uebereinstimmung mit der Nägeli'schen Reihe also ist nicht vollkommen und dieser Mangel an Uebereinstimmung stellt

noch einmal die Unabhängigkeit der Athmung von dem Wachsthum fest.

Fragen wir nach der Ursache dieser verschiedenen Wirkung verschiedener organischer Verbindungen auf die physiologischen Functionen des Organismus, so erhalten wir eine Antwort darauf in den folgenden Worten Pfeffer's[1]): „der Nährwerth und andere physiologische Effecte hängen ganz wesentlich von Eigenschaften ab, welche in der Structurformel und den zur chemischen Classification benutzten Qualitäten nicht zum Ausdruck kommen. Natürlich fallen die Eigenschaften des dargebotenen Körpers ebenso in das Gewicht, wie die Qualität der Organismen, deren mannigfache specifische Eigenthümlichkeiten, soweit es die Ernährung betrifft, ja gerade durch die Kulturversuche zu unserer Kenntniss gelangen". Und weiter: „. . . so darf man doch ganz allgemein in den wechselseitigen chemischen Affinitäten den Grund dafür suchen, dass der eine Körper von dem Organismus zertrümmert und ausgenützt, der andere intact gehalten wird." Und nur in diesem Sinne kann man den chemischen wie den physikalischen Eigenschaften der dem Organismus dargebotenen Körper eine gewisse Bedeutung zuschreiben, die je nachdem der verschiedenen Ausnutzung in dem physiologischen Processe verfallen.

Zur weiteren Unterstützung dieser Anschauung können die Untersuchungen von E. Fischer, wie auch u. a. diejenigen von Raciborski[2]) angeführt werden, nach denen der stereometrische Bau der Moleküle des Untersuchungsobjectes als Ursache seiner verschiedenen Ausnutzung für die physiologischen Functionen des Organismus anzusehen sind; dieser Zusammenhang zwischen dem Bau der chemischen Verbindung und seinem Nährwerth zeigt sich am deutlichsten beim Vergleich des Einflusses der isomerischen Verbindungen.

Die Resultate dieser Forscher sind nur Feststellungen eines Specialfalles der von Pfeffer ausgesprochenen allgemeinen Anschauung von der verschiedenen Ausnutzungsfähigkeit ähnlicher Körper durch denselben Organismus.

---

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd, I, Aufl. II, p. 370.

2) M. Raciborski, Ueber den Einfluss äusserer Bedingungen auf die Wachsthumsweise des *Basidiobolus ranarum*. Flora 1896, Bd. 82, p. 125.



III. Einfluss einer plötzlichen Aenderung der Concentration der Nahrung auf die Respiration.

Eschenhagen[1]) bemerkte bei der Uebertragung feiner *Aspergillus*-Fäden aus den Normallösungen in mehr concentrirte einen plötzlichen Stillstand des Wachsthums, der bei noch grösserer Concentration zum Absterben des Pilzes führte. Dagegen verursacht die Ersetzung der concentrirteren Nährflüssigkeit durch verdünnte, sofern die Zellen nicht platzten, neben der Schwächung der Turgorkraft keine anderen für den Organismus nachtheiligen Erscheinungen; der Faden schwoll am Ende kugelförmig an, kehrte aber nach einigen Stunden zum normalen Wachsthum zurück.

Wie solche plötzliche Umänderungen der osmotischen Verhältnisse die Athmung beeinflussen, zeigen die folgenden Versuche (A. Vers. XXII—XXIV). Bei den einen wurde die Normalnährlösung durch concentrirtere ersetzt, nämlich durch ein osmotisch fünfmal (Vers. XXII) und neunmal (Vers. XXIII) stärker wirkendes Medium, während bei den anderen die concentrirte Nährlösung (= Normalnährlösung + 8 % NaCl), auf welcher der Pilz gezüchtet worden war, durch die Normalnahrung ersetzt wurde, die osmotisch fünfmal schwächere Wirkung hatte.

In dem ersten Falle wurde ein plötzliches Sinken der Athmungsenergie beobachtet, in dem zweiten ein plötzliches Steigen (Taf. V). Ferner ersehen wir aus den angeführten Versuchen, dass, während eine osmotisch fünfmal stärker wirkende Nährlösung nur auf kurze Zeit die Athmungsenergie verringert, bei Anwendung der Normalnährlösung mit Hinzufügung von 14 % NaCl dies Schwinden der Athmungsenergie längere Zeit anhielt. In genauer Uebereinstimmung mit dem Verhalten der Athmung steht die folgende Beobachtung.

Ein Pilzfaden wurde mit der Nährlösung + 8 % NaCl plasmolysirt; die Plasmolyse dauerte 95 bis 130 Minuten in einzelnen Fällen. Bei Plasmolyse mit der Nährlösung + 14 % NaCl war das Protoplasma nach 20 Stunden immer noch nicht in den früheren Zustand zurückgekehrt.

Das Zusammengehen der Veränderungen in den Athmungsverhältnissen mit der Plasmolyse erlaubt uns also die letztere für

1) Fr. Eschenhagen. Ueber den Einfluss von Lösungen verschiedener Concentrationen auf das Wachsthum von Schimmelpilzen. Dissertation 1889.

die sichtbare Ursache der veränderten physiologischen Processe in der Zelle anzusehen.

Ist aber die Plasmolyse ein äusserer Ausdruck der osmotischen Verhältnisse der Zelle, dann müssen wir in den Kräften, welche dieselbe hervorrufen, die eigentliche Ursache suchen.

Dass der durch sie hervorgerufene Reiz thatsächlich die im Organismus ablaufenden Processe beeinflussen kann, das folgt schon aus den Untersuchungen von Eschenhagen[1]), welcher gezeigt hat, dass die Steigerung der osmotischen Leistung der Pilzzelle unter Einfluss eines dichteren äusseren Mediums verursacht sei durch Production von neuen osmotisch stärker wirkenden Körpern.

Mit vollem Recht kann man also annehmen, dass diese Aenderung im Stoffwechsel, welche verursacht ist durch den Reiz des stärker concentrirten Substrats, auch die Veränderung im Respirationsprocess zur Folge hat.

Beim Vergleichen der erhaltenen Abweichungen, welche durch Veränderung der Concentration der Nährflüssigkeit auf die Respiration hervorgerufen wurden, kommen wir bei der Zusammenstellung von Versuch A. XXII und XXIV zu demselben Ergebniss, wie Eschenhagen (l. c., pag. 38), dass nämlich der Organismus unseres Pilzes für Verdünnung des Substrats viel empfindlicher ist, als für Concentration.

Während nämlich im Versuch XXII das Hinzufügen von 8 % NaCl zur normalen Nahrung die Athmung um 13,29 % verringerte, stieg sie um 32,26 % bei der Rückkehr zur Norm; als an Stelle concentrirten Nahrung (normal + 8 % NaCl) die Normalnährlösung gegeben wurde, da stieg die Athmungsenergie um 96 % (Vers. XXIV A.).

Als Ursache dieser ungleichen Unterschiede in der Respiration ist wohl die in verschiedener Weise vor sich gehende Aenderung des osmotischen Drucks in der Zelle anzusehen; diese Aenderung wurde in erstem Falle durch die unter ihrem Einfluss entstehenden Körper von entsprechender osmotischer Leistung ausgeglichen und konnte sich also äusserlich nicht so deutlich zeigen, wie dies im zweiten Versuch der Fall war, wo bei Verdünnung der Nahrung der starke Ueberdruck in der Zelle zur plötzlichen Entnahme von Wasser aus der Umgebung zwang.

1) l. c.

IV. Ueber den Einfluss der mechanischen und chemischen Reizwirkungen auf die Athmung.

Bei der Controlle der in unseren Versuchen angewendeten Methode musste der Einfluss der unbedeutenden Beschädigungen des Pilzes, die bei Waschung der Pilzdecke eintraten, auf die Athmungsenergie bestimmt werden. In den Resultaten dieser Untersuchungen (A. Vers. XXV—XXXIII) ist zugleich die Antwort auf die Frage gegeben: welchen Einfluss haben unbedeutende mechanische Reizwirkungen auf die Athmungsenergie dieser Organismen?

Ueberblicken wir die Durchschnittresultate einer mehrstündigen Athmung vor und nach der Waschung (sowohl bei Anwendung der normalen Nährlösung als auch der isotonischen Lösungen zur Waschung und bei der Fortführung der Athmung in der alten Nährflüssigkeit), so finden wir, dass in der Mehrzahl der Fälle die Oscillationen in ziemlich engen Grenzen bleiben und wenn die Ungleichmässigkeit der Athmungsenergie schon in der Natur der gebrauchten Pilze lag, so können wir die sporadisch vorkommende Steigerung nicht der Reizwirkung zuschreiben. Wir müssen annehmen, dass der schwache mechanische Reiz, dem bei der Waschung die Pilze unterlagen, keine bedeutende Rolle bei der Aenderung der Athmungsenergie hat spielen können.

Eine Steigerung der Athmung ist vielmehr nur bei stärkeren Reizwirkungen, denen der Pilz beim Schneiden der Pilzdecke ausgesetzt war, sichtbar (A. Versuche XXXV bis XXXVIII).

Hier wurde eine Steigerung überall bemerkt; sie oscillirte zwischen 20 und 30 % der in normalen Verhältnissen ausgeschiedenen Kohlensäure.

Vergleichen wir diese Ergebnisse mit solchen, die bei Untersuchungen mit höheren Pflanzen erhalten wurden, so müssen wir sie für zu niedrig erklären, da in diesen Untersuchungen nur ein Versuchsobject gebraucht wurde, so wäre eine Wiederholung derselben mit anderen sehr erwünscht.

In Folge des Mangels an entsprechenden Versuchen können auch keine Thatsachen über das Verhalten des Wachsthums unseres Pilzes bei Reizwirkungen dieser Art angegeben werden, nur

die in dieser Richtung ausgeführten Untersuchungen von Townsend[1]) lassen vermuthen, dass das Wachsthum auf Rechnung der gesteigerten Athmung auch in diesem Falle in grösserem Maasse wird leiden können.

Schon im Jahre 1869 trat Raulin[2]) mit der Hypothese auf, dass das in geringen Mengen der Nährflüssigkeit hinzugefügte, die Ernte des Pilzes *Aspergillus niger* vermehrende Zink (in der Form $ZnSO_4$) als ein für die Entwickelung des Organismus nothwendiger Nährstoff angesehen werden muss. — Schon allein die Thatsache, dass man auch ohne Hinzufügen dieses Salzes die normale Entwickelung des Pilzes erreichen konnte, sprach gegen die Raulin'sche Annahme und die späteren sowohl mit diesem, als auch mit anderen Metallsalzen durchgeführten Versuche zeigten zur Genüge, dass wir es hier mit einer ganz anderen Erscheinung als Ernährung zu thun haben (H. Schulz[3]), Pfeffer[4])).

Es ist dies die Reizbarkeit des Plasmas: unter Einfluss von geringen Mengen bestimmter Metallsalze, wie auch einiger organischen Verbindungen, der Alkaloide, ist es im Stande seine physiologischen Functionen schneller zu vollführen, was sich nach aussen, wie z. B. bei Raulin in einer vermehrten Production der Pilzmasse kundgab.

Wenn auch das Zink allenfalls noch als Nährstoff angesehen werden könnte, so ist dies doch ausgeschlossen für die giftigen Ausscheidungen von Pflanzen, die Alkaloide; und wenn Richards[5]) wie auch Richter[6]) mittelst kleiner Gaben von beidem grössere Pilzmassen ernteten, so ist dies nur durch die Reizwirkungen dieser Körper zu erklären.

---

1) C. O. Townsend, The Correlation of Growth under the Influence of Injuries. Annals of Botany. Vol. XI, 1897, p. 515—521.

2) Raulin, Études chimiques sur la Végétation. Annal. d. scienc. naturell. Ser. V, Bd. XI, 1869, p. 252. Cit. nach Pfeffer's Physiologie, Bd. I, Aufl. II, p. 373.

3) Auf Grund von Versuchen hat Hugo Schulz (1877), zunächst mit Rücksicht auf die thierische Zelle, die Theorie ausgesprochen, dass jeder Reiz auf eine Zelle oder einen Zellcomplex eine Steigerung oder ein Herabdrücken der physiologischen Leistungen, entsprechend der geringeren oder grösseren Intensität des Reizes, bedinge. Pflüger's Archiv, Bd. 42, 1888 (Ref. im Botan. Centralbl.).

4) Vergl. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVIII, 1895, p. 238.

5) H. M. Richards, Die Beeinflussung des Wachsthums einiger Pilze durch chemische Reize. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXX, 1897, p. 671—676.

6) A. Richter, „Zur Frage der chemischen Reizmittel. Centralbl. f. Bakteriol. Bd. VII, 1901, p. 422.

Diese Resultate, welche sich nur auf Pilze bezogen, wurden unlängst auch auf Algen ausgedehnt; die letzteren beschleunigen, nach den Feststellungen von Ono[1]) ihre Zellenvermehrung bei einer äusserst geringen Gabe von Zink-, Nickel-, Cobaltsulfat u. s. w., sonst rufen sie keine morphologischen Abnormitäten im Vergleich mit gewöhnlichen Kulturen hervor.

Während die angeführten Untersuchungen sich auf die Erklärung des Einflusses der genannten Körper auf das Wachsthum bezogen, beschäftigen sich unsere Versuche A. XXXIX—LIII mit der Athmungsenergie. Es wurden dabei folgende Körper verwendet:

a) unorganische: $ZnSO_4$, $FeCl_3$, $MnCl_2$;

b) organische: Cocain, Strychnin nitricum.

Diese Versuche wurden ebenso angestellt, wie die früheren; nach der normalen Athmung wurde die Nährflüssigkeit gegen frische umgetauscht, die den Körper, dessen Einfluss zu bestimmen war, enthielt.

Schon in geringer Menge (0,0005 % $ZnSO_4$) hinzugefügtes Zink verursachte bedeutende Athmungssteigerung; grössere Mengen (0,075 % — 0,1 %) wirkten nicht deprimirend während des Versuchs. Ueberhaupt war bei Anwendung von Zinksulfat in verschiedenen Mengen immer eine Steigerung bemerkbar und die Intensität hing in den ersten Stunden nicht von der Menge des gegebenen Salzes, sondern mehr von der ursprünglichen Lebensfähigkeit des Organismus ab.

Es war deshalb das Optimum der Concentration nicht zu bestimmen, wie dies Richards für das Wachsthum der einzelnen Pilze thut; denn sogar die Anwendung von grösseren Salzmengen rief eine deprimirende Wirkung erst am nächsten Tage hervor.

Ebenso war es nicht möglich, mittelst transitorischer Einwirkung von Zink einen Beweis für seine Reizwirkung zu erbringen (vergl. Vers. XLVII u. XLVIII); denn die grosse Löslichkeit des Salzes, die ein genaues Auswaschen unmöglich macht und die intensive Reizwirkung schon einer minimalen Menge haben es verschuldet, dass die erhaltenen Resultate den Erwartungen nicht entsprachen. Weder die Waschung der in Nährflüssigkeit mit Zink gezüchteten Pilzkultur, noch die versuchte Beseitigung desselben nach einer

1) N. Ono, Ueber die Wachsthumsbeschleunigung einiger Algen und Pilze durch chemische Reize. Botan. Zeitung No. 23, 1900, p. 364.

mehrstündigen Einwirkung konnten die Rückkehr zur anfänglichen Athmungsenergie nicht bewirken.

Obwohl die Steigerung der Athmungsenergie durchschnittlich 50% erreichte, so ist der Procentsatz doch geringer als derjenige, welchen Richards bei der Production von trockener Pilzmasse erhielt. Es schien uns deshalb wahrscheinlich, dass der Einfluss des Zinks sich nicht gleichmässig in den einzelnen physiologischen Processen zeigt, und dass die Rolle, die es in dem Stoffwechsel spielt, sich eher auf einen sparsameren Verbrauch des Materials, als auf die Athmung bezieht.

Diese Muthmaassungen wurden vollauf bestätigt durch die neuen Untersuchungen von Ono (l. c.), wie auch von Richter (l. c.), die es evident gemacht haben, dass die Hinzufügung von Reizmitteln (Zinksulfat) den Pilz *(Aspergillus niger)* zu einer sparsameren, obwohl intensiveren Arbeit zwingt, d. h., dass z. B. das Verhältniss des Ertrags zur verwendeten Zuckermenge bei Zusatz von Zink grösser und die Productionszeit kleiner ist, als ohne Zink.

In ähnlicher Weise änderte sich die Athmungsenergie unter Einfluss von Eisen- und Mangansalzen. Eisenchlorid (die Eisenmenge wurde analytisch im käuflichen Präparat bestimmt) wirkte in der Menge 0,0012% und 0,0616% auf gleiche Weise, nämlich so wie Zinksulfat (Tafel VI). Die Steigerung der Athmung betrug durchschnittlich 1/3 der normalen Kohlensäuremenge; eine gleiche Wirkung hat Manganchlorid in einer Menge von 0,05%.

Einen geringeren Einfluss übten Alkaloide aus: 0,2% Cocain vermehrte die Athmung um 15,41%; 0,02% Strychnin nitricum um 19,41%.

Uebersehen wir die Ergebnisse der aufgeführten Versuche, so werden wir in der Ueberzeugung der Richtigkeit der Annahmen genannter Forscher noch bestärkt, dass nämlich in den Reizwirkungen, die den Theilchen des lebendigen Protoplasmas mitgetheilt werden, die Ursache der erfolgenden Aenderungen liege.

Eine andere Erklärung der Erscheinungen, die in meinen Versuchen beobachtet werden können, wäre wohl auch schwierig; hier haben blosse Spuren der hinzugefügten Substanz (Vers. XXXIX oder XLIII A.) in einigen (6) Stunden die Athmung um ca. 100% gesteigert. Wohl spielt hier auch der grössere Zuwachs des Pilzes eine Rolle, dieser ist aber in den ersten Stunden des Versuches

wahrscheinlich verhältnissmässig gering und kann in der Betrachtung vernachlässigt werden.

Diese minimalen Gaben der verwendeten Stoffe geben wieder eine Bestätigung der Auffassung, dass nicht in ihnen (als Nährstoff), sondern in dem Impuls, den sie den Molekülen des Protoplasmas mittheilen, das Wesen ihrer Wirkung liegt. Eine ebensolche nur mittelbare Bedeutung können wir den geringen aber nothwendigen Mengen Eisen in grünen Pflanzen zuschreiben. Wenn nämlich Molisch den Mangel an Eisen in Chlorophyll festgestellt hat, so kann nur die Annahme einer mittelbaren Mitwirkung des Eisens bei der Chlorophyllbildung das strenge Abhängigkeitsverhältniss zwischen beiden erklären.

Dass die erwähnten Körper auch bei grünen Pflanzen dieselbe Wirkung haben wie bei Pilzen, ist aus den Versuchen von Jacobi[1]) und Morkowin[2]) ersichtlich. Eine Lösung von metallischem Jod, wie auch 0,01—1,0 % hydrochl. Chinin oder dieselbe Menge Antipyrin, verursachte bei *Elodea canadensis* eine Athmungssteigerung, die aber nach einiger Zeit zur normalen Athmung zurückkehrte. Dieselbe Respirationssteigerung zeigte sich in den Untersuchungen von Morkowin, sobald er den Keimlingen von *Vicia faba* 1 ‰ chlorhydrat. Morphium oder Solanin in derselben Concentration gab.

Die Art und Weise, wie ein solches Reizmittel wirkt, lässt sich nicht genau bezeichnen. Pfeffer[3]) erklärt es durch physiologische Gegenreactionen, welche in anderen Fällen durch einfachere chemische Reactionsbeschleunigungen ergänzt werden können.

Es fehlen Beweise für die Möglichkeit extracellularer Oxydationen, wir dürfen deshalb nicht die Erklärung der Athmungssteigerung in katalytischen Wirkungen der benutzten Substanzen suchen, wie man es etwa aus den unten angegebenen Resultaten der Arbeiten von Bertrand[4]) deduciren könnte.

---

1) B. Jacobi, Ueber den Einfluss verschiedener Substanzen auf die Athmung und Assimilation submerser Pflanzen. Flora 1889, p. 308—314, 318.

2) N. Morkowin, Recherches sur l'influence des anésthésiques sur la respiration des plantes. Revue générale de Botan., Bd. XI, 1899, No. 128 und 129.

3) W. Pfeffer, Ueber Election organischer Nährstoffe. Jahrb. f. wiss. Botan. 1895, Bd. XXVIII, p. 206.

4) G. Bertrand, Comt. rend., Bd. 124, 1897, p. 1032—35, 1355; Annal. de Chimie et Physique. Bd. 12, 1897, p. 115—140, wie auch bei „Diastase" in E. Duclaux: Traité de Microbiologie, Bd. II, 1899.

Zu den Enzymen, welche die allgemeine Bezeichnung Oxydase tragen und den Oxydationsprocess in den ausgedrückten Pflanzensäften bewirken, gehört u. a. die Lakkase, ein oxydirendes Enzym in Lackbaum, mit der Bertrand eben seine Versuche gemacht hat. Er hat die Beobachtung gemacht, dass die Lakkase regelmässig Mangansalze enthält und die Fähigkeit, die Oxydationsprocesse zu steigern, mit der erhaltenen Manganmenge parallel läuft. Ferner, dass die organischen Mangansalze diese Fähigkeit der Oxydation organischer Verbindungen mit dem Sauerstoff der Luft in grösserem Maasse haben, als die unorganischen. Daraus folgert er, dass die Oxydasen Mangansalze schwacher organischer Säuren von sehr complicirter Structur sind. Wenn wir diesen Resultaten noch die Ergebnisse von Lirache[1]) aus einer Arbeit über Oxydationsbeschleunigung bei trocknenden Oelen mittelst Mangansalzen anreihen, so werden wir thatsächlich den Eindruck einer Gleichheit der Wirkung der angeführten Substanzen und der in unseren Versuchen angewendeten Körper erhalten.

Der Umstand jedoch, dass diese Processe ausserhalb der Zelle, nach dem Absterben der Pflanze, verlaufen, hält vorläufig entschieden davon zurück, irgendwelche Deductionen in dieser Richtung zu wagen und zwingt uns mit der festgestellten Thatsache uns zu begnügen, dass gewisse Körper die Fähigkeit besitzen den Stoffwechsel zu beschleunigen.

Nicht ganz unwahrscheinlich ist dagegen die Annahme Richter's (l. c.), welcher die verschiedene Wirkung der erwähnten Salze auf den Organismus je nach ihrer Concentration zu erklären sucht.

Von der Theorie der elektrischen Dissociation von Arrhenius und van t'Hoff ausgehend, unterscheidet Richter die Art der Wirkung der durch Dissociation befreiten Ionen von der Wirkung der Moleküle des unzersetzten Salzes und nimmt an, dass während erstere auf den Organismus stimulirend wirken können, letztere eine direct umgekehrte Wirkung ausüben können, indem sie die Wirkung der Ionen neutralisiren, eventuell durch ihre eigene Wirkung einen entgegengesetzten Effect hervorrufen.

Die Concentration des hinzugefügten Salzes also, d. h. das davon abhängige Verhältniss der wirkenden Ionen zu den Molekülen

1) Lirache, Ueber die Rolle des Mangans bei gewissen Oxydationen. Compt. rend., Bd. 124, 1897, p. 1250.

des unzerlegten Salzes entscheidet über das Ergebniss, welches in dem Wechsel der Lebensfunctionen des Organismus beobachtet wird.

In Bezug auf die Athmung kann aber diese Anschauung durch unsere Versuche nicht bestätigt werden, da die Unterschiede der Wirkung ziemlich stark schwankender Dosen des $ZnSO_4$ (0,0005 bis 0,1 %) in der Production der Kohlensäure im ersten Tage des Versuches nicht zum Ausdruck kamen.

An diese bereits besprochenen Körper reihen sich mit Rücksicht auf ihre ähnliche Wirkung auf pflanzliche Organismen die chemisch von ihnen ganz verschiedenen Körper, Aether und Chloroform an.

Die mit diesen Anästhetiken durchgeführten Versuche ergaben sowohl in ihrer Wirkung auf höhere, wie auch auf niedere Pflanzen, ziemlich auseinandergehende Resultate. Während Elfving[1]), Laurén[2]), Johannsen[3]), Townsend[4]) und Morkowin[5]) eine Steigerung der Respiration der untersuchten Organismen bemerkten, konnten Detmer[6]) und Bonnier-Mangin[7]) dies nicht feststellen.

Eine Erklärung dieses Gegensatzes sucht Pfeffer (Pflanzenphysiologie I) durch eine Beschädigung der Organismen durch Aether in den Versuchen der beiden letztgenannten Forscher zu finden, während Morkowin, sich auf eigene Untersuchungen stützend, das abweichende Resultat bei Bonnier und Mangin durch eine allzu kurze Einwirkung des Aethers auf das Versuchsobject begründet.

Durch grössere Reizbarkeit in positivem Sinne zeichneten sich unter den untersuchten Pflanzen die höheren aus; bei *Saccharomyces cerevisiae* wirkte schon 1 % Aether schädlich auf die Alkohol-

---

1) Fr. Elfving, Ueber die Einwirkung von Aether und Chloroform auf die Pflanzen. Sep.-Abdr. aus Oefv. af. Finska Vetensk.-Soc.'s Förh.. Bd. XXVIII, 1886, p. 36 und 50/51.

2) Cit. nach Pfeffer, Pflanzenphysiol., Bd. I, Aufl. II, p. 575.

3) Botan. Centralbl., Bd. 38, p. 337.

4) l. c., p. 522/3.

5) l. c.

6) Detmer. Landw. Jahrb., Bd. 11, 1882, p. 227. Cit. nach Jacobi, l. c.

7) Bonnier-Mangin, Annal. d. scienc. naturell. 1886. VII. sér., Bd. 3, p. 16. Cit. nach Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. I, Aufl. II, p. 575.

gährung (Elfving). Meine Versuche (A. Vers. LIV—LIX) zeigen ebenfalls eine geringere Widerstandskraft der Pilze gegen den Einfluss von Aether, wenn doch schon eine 3 % Lösung eine schädliche Wirkung ausübt.

Die bedeutendste Steigerung des Athmungsprocesses erhielt ich bei Anwendung von 0,5 % Aether, während 5 % plötzlich die ausgeschiedene Kohlensäuremenge auf die Hälfte reducirt und 7 % die Ausscheidung gänzlich unterbricht.

Nach Entfernung der Aetherdämpfe mit der früheren Nährflüssigkeit trat langsam die normale Athmung ein (A. Vers. LVIII).

Die von Cl. Bernard[1]) beobachtete Erscheinung der transitorischen Aufhaltung der Alkoholgährung durch Chloroform hat mich veranlasst analoge Versuche mit Aether zu machen.

Thatsächlich wurde auch, nach einer vollständigen Beseitigung der Athmung mittelst der mit Aether (ca. 8 %) gesättigten Nährflüssigkeit, sobald die Pilzdecke nach einer gründlichen Waschung mit einer isotonischen Lösung von Natriumchlorid in die normalen Vegetationsbedingungen zurückkehrte, nach 24 Stunden die Ausscheidung von Kohlensäure wieder beobachtet.

Ob dies thatsächlich die Rückkehr zur Respiration war, ist schwer ohne weiteres zu bestimmen; es ist eine Neuentwickelung des Pilzes nach der Waschung aus den dem Aether gegenüber widerstandsfähigeren Sporen nicht ausgeschlossen. Die Schwierigkeiten der Züchtung einer vollständig conidienfreien Pilzdecke haben bisher nicht gestattet, in dieser Sache ein endgültiges Urtheil zu fällen.

Die analogen Versuche (3) über Einwirkung des Aethers (gesättigte Lösung) auf Keimschläuche der Deckglaskulturen haben die Nichtbeschädigung derselben nachgewiesen.

Zur Ergänzung der methodischen Seite will ich erwähnen, dass bei den Versuchen mit Aether der Pettenkofer'sche Apparat geändert wurde, dass nämlich vor den mit Bimstein gefüllten U-Röhren ein Kolben mit Aetherlösung derselben Concentration, wie sie gleichzeitig in dem Pilzkolben gebraucht wurde, eingesetzt war. Der Zweck dieser Einrichtung war der, das Verdrängen der Aetherdämpfe im Kulturgefässe durch die durchstreichende Luft und die dadurch bewirkte Concentrationsverringerung der Flüssigkeit möglichst zu verhindern. Dadurch, dass alle halbe Stunde

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. I, Aufl. II, p. 575.

in den Sicherheitskolben die Aetherlösung gegen frische ausgewechselt wurde, glaube ich dem Uebel wenigstens zum Theil gesteuert zu haben.

Die Aethermengen in dem experimentellen Theil meiner Arbeit sind in Volumprocent ausgedrückt.

Zusammenfassung.

Zum Schluss gebe ich eine Zusammenstellung der Ergebnisse meiner Arbeit:

1. Der auf die Entziehung der Nahrung folgende Hungerzustand des Pilzes verursacht zunächst ein plötzliches, erhebliches Sinken der Athmung, welche nachher auf Kosten des in der Zelle aufgespeicherten plastischen Materials noch längere Zeit mit sinkender Energie weiter geht. In Folge dessen stellt *Aspergillus niger* den Typus eines Pilzes dar, der sehr kleine Mengen der Nährstoffe anhäuft und die Nahrung direct dem Substrat entzieht.

2. Das in diesen Umständen plötzlich sistirte Wachsthum kehrt erst nach Darreichung von Nährflüssigkeit eventuell Zucker wieder.

3. Die lebende Pilzzelle besitzt die Fähigkeit, die Ausdehnung ihrer physiologischen Functionen, je nach den momentan herrschenden Bedingungen, plötzlich zu ändern.

4. Der Respirationswerth der Kohlenstoffmaterialien ist verschieden und ihre Reihenfolge in dieser Hinsicht bei *Aspergillus niger* ist folgende:

   a) Zucker;
   b) Weinsäure;
   c) Glycerin.

5. Eine plötzliche Aenderung in der Concentration der Nährflüssigkeit zieht eine Aenderung der Athmungsenergie nach sich. Beim Uebergang von der schwächeren zur stärkeren Concentration ist es eine Schwächung, bei einem umgekehrten Uebergang eine Steigerung der Athmungsenergie. Die Ursache dieser Erscheinung liegt wahrscheinlich in den Folgen osmotischer Veränderungen; die an diese gebundene Turgorschwankung zieht eine Aenderung der physiologischen Functionen nach sich.

6. Eine bedeutendere mechanische Beschädigung (Schneiden) verursacht eine Athmungssteigerung um $^1/_5$ der ursprünglichen

Energie; geringere Beschädigungen haben keine Wirkung auf die Athmungsthätigkeit.

7. Die Athmungssteigerung, verursacht durch Hinzufügen von Zinksulfat, Eisen- und Manganchlorid, sowie von unbedeutenden Mengen von Alkaloiden (Cocain und Strychnin nitricum) ist Reizerfolg.

8. In derselben Reizbarkeit liegt der Grund für die erhöhte Respirationsthätigkeit bei Anwendung von geringeren Aethermengen (0,25—2 %); bei grösseren Gaben tritt ein Sinken ein.

Eine 5 % Aetherlösung in der Nährflüssigkeit oder die mit Aether gesättigte Nahrung hat eine plötzliche Sistirung der Respiration zur Folge.

Vorliegende Arbeit wurde im Laboratorium des Botanischen Instituts der Universität Leipzig unter Leitung und gütiger Beihilfe des Herrn Geheimrath Dr. W. Pfeffer ausgeführt.

Dem Assistenten dieses Instituts, Herrn Dr. H. Miehe, danke ich für sein freundliches Entgegenkommen.

Experimenteller Theil.

A. Die Versuche nach der Pettenkofer-Pfeffer'schen Methode.

Versuch I.

Aussäen der Sporen 20. Juni. Temp. 25° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg
Tag	Uhr von	Uhr bis	
1. Juli	10,— Vm.	11,— Vm.	25,6
" "	11,— "	12,— "	27,7
Auswaschen mit Leitungswasser.			
" "	12,45 Nm.	1,45 Nm.	15,3
" "	1,45 "	2,45 "	13,7
" "	2,45 "	3,45 "	12,8
" "	3,45 "	4,45 "	10,5
" "	4,45 "	5,45 "	7,7
Zugabe von Normalnährlösung.			
" "	6,15 Ab.	7,15 Ab.	25,4
" "	7,15 "	8,15 "	28,3

Versuch II.

Aussäen der Sporen 13. Jan.; die Kultur ganz alt. Temp. 23° C. Luftstrom 3 ½ L.

Die Zeit des Versuches			In 2 Stunden ausgeschiedene CO_2-Menge in mg
Tag	Uhr von	Uhr bis	
26. Jan.	11,— Vm.	1,— Vm.	4,8
Auswaschen mit Leitungswasser.			
" "	2,— Nm.	4,30 Nm.	5,3
" "	4,30 "	6,30 "	4,5
27. "	11,05 Vm.	1,05 "	3,0
Zugabe von Normalnährlösung.			
" "	1,45 Nm.	3,45 Nm.	6,4

Versuch III.

Aussäen der Sporen 11. Jan. Temp. 23° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 2 Stunden ausgeschiedene CO_2-Menge in mg
Tag	Uhr von	Uhr bis	
8 Febr.	11,15 Vm.	1,15 Nm.	7,3
" "	1,15 "	3,15 "	11,9
Auswaschen mit Leitungswasser.			
" "	4,25 Vm.	6,25 Ab.	10,4
" "	6,25 Ab.	8,25 "	7,4
9. "	10,25 Vm.	12,25 Nm.	7,2
" "	12,25 Nm.	2,25 "	4,3
Zugabe von Nährlösung, auf welcher der Pilz aufgezogen wurde.			
" "	3,— Nm.	5,— Nm.	8,6
" "	5,— "	7,— Ab.	9,4
10. "	10,30 Vm.	12,30 Nm.	19.4
Zu derselben Flüssigkeit wurden: 1 g NH_4NO_3, 0,5 g KH_2PO_4, 0,25 g $MgSO_4 + 7 H_2O$, 5 g Rohrzucker zugegeben.			
" "	1,— Nm.	3,— Nm.	20.2
" "	3,— "	5,— "	26,1
" "	5,— "	7,— Ab.	27,0
11. "	11,— Vm.	1,— Vm.	40,5
Vorige Nährlösung nach 3maligem Auswaschen mit Leitungswasser wurde durch Normalnährlösung vertreten.			
" "	2,— Nm.	4,— Nm.	40,3
" "	4,— "	6,— "	44,6

Versuch IV.

Aussäen der Sporen 7. Febr. Temp. 23° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 2 Stunden ausgeschiedene CO_2-Menge in mg
Tag	Uhr		
	von	bis	
13. Febr.	12,— M.	2,— Nm.	12,1
" "	2,— Nm.	4,— "	13,3
Auswaschen mit isot. KNO_3-Lösung.			
" "	5,— Nm.	7,— Ab.	6,5
" "	7,— Ab.	9,— "	9,4
14. "	10,15 Vm.	12,30 Nm.	7,8
" "	12,30 Nm.	2,30 "	5,8
" "	2,30 "	4,30 "	4,7
" "	4,30 "	5,30 "	4,7
Zugabe von Normalnährlösung.			
" "	6,— Ab.	8,— Ab.	8,6
15. "	9,45 Vm.	11,45 Vm.	17,3
" "	11,45 "	1,45 Nm.	20,0

Versuch V.

Aussäen der Sporen 13. Febr. Temp. 23° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 2 Stunden ausgeschiedene CO_2-Menge in mg
Tag	Uhr		
	von	bis	
19. Febr.	10,— Vm.	12,— M.	9,5
" "	12,— M.	2,— Nm.	14,5
" "	2,— Nm.	4,— "	12,9
Auswaschen mit isot. KNO_3-Lösung.			
" "	5,— Nm.	7,— Ab.	10,8
" "	7,— Ab.	9,— "	8,6
20. "	9,35 Vm.	11,35 Vm.	8,6
" "	11,35 "	1,35 Nm.	6,8
Normalnährlösung.			
" "	2,15 Nm.	4,15 Nm.	10,1
" "	4,15 "	6,15 "	13,3

Versuch VI.

Aussäen der Sporen 23. Febr. Temp. 23° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg
Tag	Uhr		
	von	bis	
8. März	11,25 Vm.	12,25 Nm.	28,4
" "	12,25 Nm.	1,25 "	28,6
" "	1,25 "	2,25 "	21,9
" "	2,25 "	3,25 "	28,8
" "	3,25 "	4,25 "	21,7
Auswaschen mit isot. Kochsalzlösung.			
" "	5,25 Nm.	6.25 Ab.	15,8
" "	6,25 Ab.	7,25 "	10,4
" "	7,25 "	8,25 "	11,5
" "	8,25 "	9,25 "	9,0
9 "	9,40 Vm.	10,40 Vm.	8,6
Auswaschen mit isot. KNO_3-Lösung.			
" "	11,25 Vm.	12,25 Nm.	11,0
" "	12,25 Nm.	1,25 "	9,7
" "	1,25 "	3,25 "	8,5
" "	3,25 "	4,25 "	9,0

Versuch VII.

Aussäen der Sporen 6. März. Temp. 23° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg
Tag	Uhr		
	von	bis	
12. März	10,30 Vm.	12,35 Nm.	8,5
" "	12,35 Nm.	2,35 "	9,7
" "	2,35 "	3,35 "	10,4
Auswaschen mit isot. K_2SO_4-Lösung.			
" "	4,20 Nm.	5,20 Nm.	4,9
" "	5,20 "	6,20 Ab.	6,8
" "	6,20 Ab.	7,20 "	8,7
" "	7,20 "	8,20 "	6,1
13. "	9,50 Vm.	10,50 Vm.	4,0

(Fortsetzung von Versuch VII.)

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg
Tag	Uhr		
	von	bis	
	Auswaschen mit isot. KNO_3-Lösung.		
13. März	11,30 Vm.	12,30 Nm.	4,0
„ „	12,30 Nm.	2,30 „	5,1
„ „	2.30 „	3,30 „	5,9
„ „	3,30 „	4,30 „	5,8
„ „	4,30 „	5,30 „	4,8
	Normalnährlösung.		
„ „	6,05 Ab.	7,05 Ab.	7,6
14. „	10,05 Vm.	11,05 Vm.	14,8
	Auswaschen mit isot. KNO_3-Lösung.		
„ „	11,50 Vm.	12,50 Nm.	9,4
„ „	12,50 Nm.	1,50 „	7,4
„ „	1,50 „	3,50 „	8,0
„ „	3.50 „	4,50 „	7,3
15. „	9.20 Vm.	10,20 Vm.	5,5
	Auswaschen mit isot. K_2SO_4-Lösung.		
„ „	11,— Vm.	12,— M.	5,2
„ „	12,— M.	1,— Nm.	6,7
„ „	1,— Nm.	2,— „	4,9
„ „	2,— „	4,— „	3,5
„ „	4,— „	5,— „	5,0
	Normalnährlösung.		
„ „	5,30 Nm.	6,30 Ab.	7,7
„ „	6,30 Ab.	7,30 „	9,4

Versuch VIII.

Aussäen der Sporen 12. März. Temp. 23° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg
Tag	Uhr		
	von	bis	
17. März	10,30 Vm.	11,30 Vm.	26,2
„ „	11,30 „	12,30 Nm.	30,1
	Auswaschen mit isot. NaCl-Lösung.		
„ „	1,15 Nm.	2,15 Nm.	18,4
„ „	2,15 „	3,15 „	17,4
„ „	3,15 „	4,15 „	11,7
„ „	4,15 „	5,15 „	14,4
„ „	5,15 „	6,15 Ab.	13,3
18. „	10,45 Vm.	11,45 Vm.	15,7

(Fortsetzung von Versuch VIII.)

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg
Tag	Zeit von	bis	
	Auswaschen mit isot. KNO_3-Lösung.		
18. März	12,25 Nm.	1,25 Nm.	13,3
„ „	1,25 „	2,25 „	20,2
„ „	2,25 „	3,25 „	12,6
„ „	3,25 „	4,25 „	14,9
„ „	4,25 „	5,25 „	17,8
„ „	5,25 „	6,25 Ab.	17,3
„ „	6,25 Ab.	7,25 „	17,8
19. „	9,55 Vm.	10,55 Vm.	13,0
	Normalnährlösung.		
„ „	11,30 Vm.	12,30 Nm.	16,0
„ „	12,30 Nm.	1,30 „	28,4

Versuch IX.

Aussäen der Sporen 17. März. Temp. 23° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg
Tag	Uhr von	bis	
20. März	10,30 Vm.	11,30 Vm.	23,7
„ „	11,30 „	12,30 Nm.	23,2
	Auswaschen mit isot. NaCl-Lösung.		
„ „	1,20 Nm.	2,20 Nm.	13,3
„ „	2,20 „	3,20 „	13,3
„ „	3,20 „	4,20 „	11,9
„ „	4,20 „	5,20 „	9,0
„ „	5,20 „	6,20 Ab.	10,3
21. „	10,20 Vm.	11,20 Vm.	9,5
	Auswaschen mit isot. KNO_3-Lösung.		
„ „	12,— M.	1,— Nm.	8,3
„ „	1,— Nm.	2,— „	11,9
„ „	2,— „	3,— „	8,8
„ „	3,— „	4,— „	11,2
„ „	4,— „	5,— „	8,8
„ „	5,— „	6,— Ab.	10,8
„ „	6,— Ab.	7,— „	11,4

Versuch X.

Aussäen der Sporen 15. März. Temp. 23° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg
Tag	Uhr		
	von	bis	
22. März	10,— Vm.	11,— Vm.	4,8
" "	11,— "	12,— M.	7,4
Auswaschen mit isot. NaCl-Lösung.			
" "	12,46 Nm.	1,46 Nm.	5,2
" "	1,46 "	2,46 "	4,5
" "	2,46 "	3,46 "	4,2
" "	3,46 "	4,46 "	3,8
" "	4,46 "	5,46 "	3,4
" "	5,46 "	6,46 Ab.	4,1
23. "	9,30 Vm.	10,30 Vm.	3,6
Auswaschen mit isot. KNO_3-Lösung.			
" "	11,10 Vm.	12,10 Nm.	5,3
" "	12,10 Nm.	1,10 "	5,6
" "	1,10 "	2,10 "	3,1
" "	2,10 "	3,10 "	6,3
" "	3,10 "	4,10 "	4,3
" "	4,10 "	5,10 "	3,4
" "	5,10 "	6,10 Ab.	5,6
" "	6,10 Ab.	7,10 "	4,7

Versuch XI.

Aussäen der Sporen 20. März. Temp. 23° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg
Tag	Uhr		
	von	bis	
24. März	10,45 Vm.	11,45 Vm.	21,6
" "	11,45 "	12,45 Nm.	28,1
Auswaschen mit isot. NaCl-Lösung.			
" "	1,30 Nm.	2,30 Nm.	13,8
" "	2,30 "	3,30 "	14,8
" "	3,30 "	4,30 "	13,7
" "	4,30 "	5,30 "	15,1
" "	5,30 "	6,30 Ab.	14,2
" "	6,30 Ab.	7,30 "	15,1
" "	7,30 "	8,30 "	14,2

(Fortsetzung von Versuch XI.)

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg
Tag	Tag von	Tag bis	
25. März	9,30 Vm.	10,30 Vm.	12,2
" "	10,30 "	11,30 "	12,2
" "	11,30 "	12,30 Nm.	13,7
" "	12,30 "	1,30 "	11,2
	Auswaschen mit isot. KNO_3-Lösung.		
" "	2,15 Nm.	3,15 Nm.	12,3
" "	3,15 "	4,15 "	13,7
" "	4,15 "	5,15 "	10,6
" "	5,15 "	6,15 Ab.	14,0
" "	6,15 Ab.	7,15 "	11,2
26. "	10,45 "	11,45 Vm.	10,3
" "	11,45 "	12,45 Nm.	9,7
	Normalnährlösung.		
" "	1,15 Nm.	2,15 Nm.	13,1
" "	2,15 "	3,15 "	16,9

Versuch XII.

Aussäen der Sporen 13. Mai. Temp. 23° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg
Tag	Tag von	Tag bis	
17. Mai	9,— Vm.	10,— Vm.	5,8
" "	10,— "	11,— "	5,1
" "	11,— "	12,— M.	4,7
	Auswaschen mit isot. Zuckerlösung.		
" "	1,— Nm.	2,— Nm.	4,7
" "	2,— "	3,— "	6,5
" "	3,— "	4,— "	4,7
" "	4,— "	5,— "	5,2
" "	5,— "	6,— Ab.	5,2
" "	6,— Ab.	7,— "	5,2
	Zugabe von Normalnährlösung.		
" "	7,45 Ab.	8,45 Ab.	6,5
" "	8,45 "	9,45 "	6,5

Versuch XIII.

Aussäen der Sporen 18. Mai. Temp. 23° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg
Tag	Uhr von	Uhr bis	
21. Mai	11,20 Vm.	12,20 Nm.	16,2
" "	12,20 Nm.	1,20 "	15,1
" "	1,20 "	2,20 "	13,9
Auswaschen mit isot. Zuckerlösung.			
" "	3,05 Nm.	4,05 Nm.	14,0
" "	4,05 "	5,05 "	12,6
" "	5,05 "	6,05 Ab.	13,7
" "	6,05 Ab.	7,05 "	13,1
" "	7,05 "	8,05 "	15,0
22. Mai	9,35 Vm.	10,35 Vm.	16,2
" "	10,35 "	11,35 "	16,0
" "	11,35 "	12,35 Nm.	14,4
23. "	9,05 Vm.	10,05 Vm.	11,2
" "	10,05 Vm.	11,05 "	11,5

Versuch XIV.

Aussäen der Sporen 22. Mai. Temp. 23° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg
Tag	Uhr von	Uhr bis	
25. Mai	9,35 Vm.	10,35 Vm.	8,1
" "	10,35 "	11,35 "	10,6
" "	11,35 "	12,35 "	11,2
Auswaschen mit isot. Lösung, welche aus 5% Zucker und 1,028% NaCl besteht.			
" "	2,— Nm.	3,— Nm.	9,5
" "	3,— "	4,— "	9,5
" "	4,— "	5,— "	9,5
" "	5,— "	6,— Ab.	9,7
" "	6,— Ab.	7,— "	9,5

Versuch XV.

Aussäen der Sporen 25. Mai. Temp. 23° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg
Tag	Uhr		
	von	bis	
28. Mai	11,35 Vm.	12,35 Nm.	20,5
" "	12,35 Nm.	1,35 "	22,3
" "	1,35 "	2,35 "	21,1
Auswaschen mit isot. Lösung, welche die mineralischen Bestandtheile der normalen Nährlösung und statt 5% Zucker die entsprechende isotonische Menge NaCl (0,565%) besass.			
" "	3,30 Nm.	4,30 Nm.	10,4
" "	4,30 "	5,30 "	13,0
" "	5,30 "	6,30 Ab.	10,4
" "	6,30 Ab.	7,30 "	11,2
" "	7,30 "	8,30 "	8,5
24. "	9,— Vm.	10,— Vm.	11,0
" "	10,— "	11,— "	10,1
" "	11,— "	12,— M.	10,1
Zugabe von Normalnährlösung.			
" "	12,50 Nm.	1,50 Nm.	13,7
" "	2,50 "	3,50 "	23,8

Versuch XVI.

Aussäen der Sporen 31. Mai. Temp. 23° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr				
	von	bis			
3. Juni	10,40 Vm.	11,40 Vm.	13,0	—	—
" "	11,40 "	12,50 Nm.	15,6	—	—
" "	12,50 Nm.	1,50 "	14,8	14,4	—
Vorige Normalnährlösung ist mit neuer vertreten, die statt Rohrzucker isot. Menge (1,35%) Glycerin besass.					
" "	2,30 Nm.	3,30 Nm.	10,6	—	—
" "	3,30 "	4,30 "	12,6	—	—
" "	4,30 "	5,30 "	11,5	—	—
" "	5,30 "	6,30 Ab.	11,9	—	—
" "	6,30 Ab.	7,30 "	13,0	11,9	— 17,36

Versuch XVII.

Aussäen der Sporen 1. Juni. Temp. 25° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
4. Juni	9,50 Vm.	10,50 Vm.	14,4	—	—
„ „	10,50 „	11,50 „	12,6	—	—
„ „	11,50 „	12,50 Nm.	17,6	14,9	—
Auswaschen mit isot. NaCl-Lösung und Zugabe von Nährlösung mit isot. Mengen Glycerin (wie bei Vers. XVI).					
„ „	1,40 Nm.	2,40 Nm.	11,2	—	—
„ „	2,40 „	3,40 „	9,9	—	—
„ „	3,40 „	4,40 „	11,3	—	—
„ „	4,40 „	5,40 „	11,9	—	—
„ „	5,40 „	6,40 Ab.	11,7	11,2	— 24,82
Auswaschen mit isot. NaCl-Lösung und Zugabe von Normalnährlösung (mit Rohrzucker).					
„ „	7,30 Ab.	8,30 Ab.	14,8	—	—
„ „	8,30 „	9,30 „	15,5	15,2	+ 35,71

Versuch XVIII.

Aussäen der Sporen 1. Juni. Temp. 25° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
5. Juni	9,30 Vm.	10,30 Vm.	10,8	—	—
„ „	10,30 „	11,30 „	9,2	—	—
„ „	11,30 „	12,30 Nm.	11.3	10,4	—
Auswaschen mit isot. NaCl-Lösung und Zugabe von Normalnährlösung.					
„ „	1,30 Nm.	2,30 Nm.	10,8	—	—
„ „	2,30 „	3,30 „	13,3	—	—
„ „	3,30 „	4,30 „	12,2	12,1	+ 16,0
Auswaschen mit isot. NaCl-Lösung und Zugabe von Nährlösung mit 1,35% Glycerin (wie bei Vers. XVII).					
„ „	5,20 Nm.	6,20 Ab.	11,0	—	—
„ „	6,20 „	7,20 „	9,4	—	—
„ „	7,20 „	8,20 „	11,5	10,6	— 12,39

Versuch XIX.

Aussäen der Sporen 12. Juni auf die normale Nährlösung + 1,523 % NaCl.
Temp. 25° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr				
	von	bis			
14. Juni	8,— Vm.	9,— Vm.	7,4	—	—
" "	9,— "	10,— "	6,8	—	—
" "	10,— "	11,— "	7,9	7,4	—
Auswaschen mit isot. NaCl-Lösung und Zugabe von Nährlösung mit 5 % Glycerin.					
" "	12,— M.	1,— Nm.	7,6	—	—
" "	1,— Nm.	2,— "	7,7	—	—
" "	2,— "	3,— "	6,7	—	—
" "	3,— "	4,— "	8,3	—	—
" "	4,— "	5,— "	8,3	—	—
" "	5,— "	6,— Ab.	8,3	7,8	+ 6,85
Auswaschen mit isot. NaCl-Lösung und Zugabe von Normalnährlösung + 1,523 % NaCl.					
" "	7,— Ab.	8,— Ab.	10,8		
" "	8,— "	9,— "	11,2	11,0	+ 41,02

Versuch XX.

Aussäen der Sporen 9. Juni auf die Normalnährlösung + 1,523 % NaCl.
Temp. 25° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr				
	von	bis			
12. Juni	9,— Vm.	10,— Vm.	9.9	—	—
" "	10,— "	11,— "	9,9	—	—
" "	11,— "	12,— M.	11,3	10,4	—
Auswaschen mit isot. (3,116 %) NaCl-Lösung und Zugabe von Nährlösung mit 5 % Glycerin.					
" "	1,— Nm.	2,— Nm.	9,2	—	—
" "	2,— "	3,— "	8,3	—	—
" "	3,— "	4,— "	7,2	—	—
" "	4,— "	5,— "	8,3	—	—
" "	5,— "	6,— Ab.	8,3	—	—
" "	6,— Ab.	7,— "	7,2	8,1	— 22,25

Versuch XXI.

Aussäen der Sporen 23. Juni. Temp. 25° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr				
	von	bis			
25. Juni	9,— Vm.	10,— Vm.	8,1	—	—
" "	10,— "	11,20 "	8,8	—	—
" "	11,20 "	12,20 Nm.	8,6	8,5	—
Auswaschen mit isot. NaCl-Lösung und Zugabe von Normalnährlösung mit isot. (= 5% Rohrzucker) Menge Weinsäure (2,192%).					
" "	1,— Nm.	2,— Nm.	7,7	—	—
" "	2,— "	3,— "	10,3	—	—
" "	3,— "	4,— "	8,5	—	—
" "	4,— "	5,— "	12,1	9,7	+ 14,11
Normalnährlösung.					
" "	5,40 Nm.	6,40 Ab.	11,9	—	—
" "	6,40 Ab.	7,40 "	12,1	12,0	+ 23,71

Versuch XXII.

Aussäen der Sporen 28. Juni. Temp. 25° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr				
	von	bis			
30. Juni	9,30 Vm.	10,30 Vm.	13,9	—	—
" "	10,30 "	11,30 "	14,0	—	—
" "	11,30 "	12,30 Nm.	15,1	14,3	—
Ersetzen der Normalnährlösung mit solcher unter Zugabe von 8% NaCl.					
" "	1,05 Nm.	2,05 Nm.	13,9	—	—
" "	2,05 "	3,05 "	11,3	—	—
" "	3,05 "	4,05 "	11,9	—	—
" "	4,05 "	5,05 "	13,0	—	—
" "	5,05 "	6,05 Ab.	12,2	12,4	— 13,29
Zugabe von Normalnährlösung.					
" "	6,40 Ab.	7,40 Ab.	16,6	—	—
" "	7,40 "	8,40 "	16,2	16,4	+ 32,26

Versuch XXIII.

Aussäen der Sporen 3. Juli. Temp. 25° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	bis			
5. Juli	10,— Vm.	11,20 Vm.	7,8	—	—
„ „	11,20 „	12,20 „	8,4	8,1	—

Vertauschen der Normalnährlösung mit solcher unter Zugabe von 14% NaCl.

Tag	von	bis	CO_2 in mg	Durchschnittlich	Zunahme/Abnahme
„ „	1,— Nm.	2,— Nm.	4,3	—	—
„ „	2,— „	3,— „	5,3	—	—
„ „	3,— „	4,— „	4,6	—	—
„ „	4,— „	5,— „	4,3	—	—
„ „	5,— „	6,— Ab.	4,8	—	—
„ „	6,— Ab.	7,— „	4,1	—	—
„ „	7,— „	8,— „	4,8	4,6	— 43,21

Versuch XXIV.

Aussäen der Sporen 30. Juni auf Normalnährlösung + 8% NaCl.
Temp. 25° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	bis			
3. Juli	8,35 Vm.	9,35 Vm.	7,9	—	—
„ „	9,35 „	10,35 „	7,2	—	—
„ „	10,35 „	11,35 „	7,6	7,5	—

Vertauschen voriger Nährlösung mit Normalnährlösung.

Tag	von	bis	CO_2 in mg	Durchschnittlich	Zunahme/Abnahme
„ „	12,05 Nm.	1,05 Nm.	10,8	—	—
„ „	1,05 „	2,05 „	12,6	—	—
„ „	2,05 „	3,05 „	14,0	—	—
„ „	3,05 „	4,05 „	15,7	—	—
„ „	4,05 „	5,05 „	16,3	—	—
„ „	5,05 „	6,05 Ab.	18,7	14,7	+ 96

Versuch XXV.

Aussäen der Sporen 20. März. Temp. 23° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr				
	von	bis			
27. März	11,— Vm.	12,— M.	5,8	—	—
" "	12,— M.	1,— Nm.	6,7	6,3	—
Auswaschen mit der Nährlösung, auf welcher der Pilz kultivirt wurde.					
" "	1,45 Nm.	2,45 Nm.	5,9	—	—
" "	2,45 "	3,45	5,2	—	—
" "	3,45 "	4,45	5,7	5,6	— 12,50
Auswaschen mit derselben Nährlösung wie vorher.					
" "	5,30 Ab.	6,30 Ab.	4,3	—	—
" "	6,30 "	7,30 "	5,2	4,8	— 14,28

Versuch XXVI.

Aussäen der Sporen 24. April. Temp. 23° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr				
	von	bis			
27. April	10,— Vm.	11,— Vm.	12,8	—	—
" "	11,— "	12,— M.	11,3	—	—
" "	12,— M.	1,— Nm.	16,2	13,4	—
Auswaschen mit derselben Nährlösung (wie bei Vers. XXV).					
" "	2,— Nm.	3,— Nm.	15,6	—	—
" "	3,— "	4,— "	13,4	—	—
" "	4,— "	5,— "	11,3	13,4	—

Versuch XXVII.

Aussäen der Sporen 20. April. Temp. 23° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr				
	von	bis			
28. April	9,30 Vm.	10,30 Vm.	9,4	—	—
" "	10,30 "	11,30 "	14,9	12,2	—
Auswaschen wie bei Vers. XXV.					
" "	12,10 Nm.	1,10 Nm.	10,1	—	—
" "	1,10 "	2,10 "	14.6	12,3	—

Versuch XXVIII.

Aussäen der Sporen 26. April. Temp. 23° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
29. April	10,— Vm.	11,— Vm.	8,5	—	—
" "	11,— "	12,— M.	8,3	—	—
" "	12,— M.	1,— Nm.	9,4	—	—
" "	1,— Nm.	2,— "	9,5	—	—
" "	2,— "	3,— "	9,2	9,0	—
Auswaschen wie bei Vers. XXV.					
" "	3,40 Nm.	4,40 Nm.	8,0	—	—
" "	4,40 "	5,40 "	7,9	—	—
" "	5,40 "	6,40 Ab.	7,7	—	—
" "	6,40 Ab.	7,40 "	11,5	8,8	— 2,22

Versuch XXIX.

Aussäen der Sporen 30. April. Temp. 23° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
3. Mai	10,— Vm.	11,— Vm.	14,3	—	—
" "	11,— "	12,— M.	17,7	—	—
" "	12,— M.	1,— Nm.	16,0	16,0	—
Auswaschen wie bei Vers. XXV.					
" "	2,— Nm.	3,— Nm.	18,2	—	—
" "	3.— "	4,— "	15,1	—	—
" "	4,— "	5,— "	17,3	—	—
" "	5,— "	6,— Ab.	8,5	—	—
" "	6,— Ab.	7,— "	24,1	—	—
" "	7,— "	8,— "	15,5	16,5	+ 3,12

Versuch XXX.

Aussäen der Sporen 30. April. Temp. 23° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
4. Mai	9,30 Vm.	10,30 Vm.	8.4	—	—
" "	10,30 "	11,30 "	18,4	—	—
" "	11,30 "	12,30 Nm.	15,1	13,0	—

(Fortsetzung von Versuch XXX.)

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
Auswaschen wie bei Vers. XXV.					
4. Mai	1,15 Nm.	2,— Nm.	14,3	—	—
„ „	2,— „	3,— „	12,8	—	—
„ „	3,— „	4,— „	15,0	—	—
„ „	4,— „	5,— „	11,5	—	—
„ „	5,— „	6,— Ab.	16,6	—	—
„ „	6,— Ab.	7,— „	16,3	—	—
„ „	7,— „	8,— „	13,7	14,3	+ 10,—

Versuch XXXI.

Aussäen der Sporen 4. Juni. Temp. 24° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
7. Mai	11,10 Vm.	12,10 Nm.	14,0	—	—
„ „	12,10 Vm.	1,10 „	17,6	—	—
„ „	1,10 „	2,10 „	verunglückt	—	—
„ „	2 15 „	3,15 „	18,2	16,6	—
Auswaschen mit Leitungswasser; Athmung auf vorher benutzter Nährlösung.					
„ „	4,— Nm.	5,— Nm.	15,1	—	—
„ „	5,— „	6,— Ab.	17,1	—	—
„ „	6,— Ab.	7,— „	16,0	—	—
„ „	7,— „	8,— „	14,5	—	—
„ „	8,— „	9,— „	21,4	16,8	+ 1,20

Versuch XXXII.

Aussäen der Sporen 4. Mai. Temp. 25° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
8. Mai	9,— Vm.	10,— Vm.	12,4	—	—
„ „	10,— „	11,— „	14,2	—	—
„ „	11,— „	12,— M.	11,9	12,8	—

(Fortsetzung von Versuch XXXII.)

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
Auswaschen wie bei Vers. XXXI.					
8. Mai	1,— Nm.	2,— Nm.	15,8	—	—
" "	2,— "	3,— "	15,7	—	—
" "	3,— "	4,— "	16.0	—	—
" "	4,— "	5,— "	10.3	—	—
" "	5,— "	6,— Ab.	17,1	—	—
" "	6,— Ab.	7,— "	16,7	15,3	+ 19,53

Versuch XXXIII.

Aussäen der Sporen 7. Mai. Temp. 23° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
10. Mai	11,— Vm.	12,— M.	18,4	—	—
" "	12,— M.	1,— Nm.	16,9	—	—
" "	1,— Nm.	2,— "	19,3	18,2	—
Auswaschen mit isot. NaCl-Lösung; Athmung auf vorher benutzter Nährlösung.					
" "	3,— Nm.	4,— Nm.	15,7	—	—
" "	4,— "	5,— "	15,5	—	—
" "	5,— "	6,— Ab.	20,7	—	—
" "	6,— Ab.	7,— "	16,6	—	—
" "	7,— "	8,— "	17,6	17,2	— 5,49

Versuch XXXIV.

Aussäen der Sporen 7. Mai. Temp. 23° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
11. Mai	9,10 Vm.	10,10 Vm.	25,2	—	—
" "	10,10 "	11,10 "	19,2	—	—
" "	11,10 "	12,10 Nm.	15,5	20,0	—

(Fortsetzung von Versuch XXXIV.)

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	bis			
Die Pilzdecke in 6 Theile geschnitten; Athmung auf vorher benutzter Nährlösung.					
11. Mai	1,— Nm.	2,— Nm.	17,6	—	—
„ „	2,— „	3,— „	18,4	—	—
„ „	3,— „	4,— „	20,2	—	—
„ „	4,— „	5,— „	18,2	—	—
„ „	5,— „	6,— „	20,7	19,0	— 5,—

Versuch XXXV.

Aussäen der Sporen 22. Mai. Temp. 23° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Tag von	bis			
24. Mai	10,— Vm.	11,— Vm.	14,4	—	—
„ „	11,— „	12,— M.	13,0	—	—
„ „	12,— M.	1,— Nm.	13,7	13,7	—
Wie bei Vers. XXXIV.					
„ „	1,45 Nm.	2,45 Nm.	14,4	—	—
„ „	2,45 „	3,45 „	15,5	—	—
„ „	3,45 „	4,45 „	14,0	—	—
„ „	4,45 „	5,45 „	20,5	—	—
„ „	5,45 „	6,45 Ab.	17,6	16,4	+ 19,70

Versuch XXXVI.

Aussäen der Sporen 28. Mai. Temp. 23° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	bis			
7, Juni	10,10 Vm.	11,10 Vm.	7,0	—	—
„ „	11,10 „	12,10 Nm.	8,5	—	—
„ „	12,10 Vm.	1,10 „	8,1	7,9	—

(Fortsetzung von Versuch XXXVI.)

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
Die Pilzdecke in 9 Theile geschnitten; Athmung auf derselben Nährlösung.					
2. Juni	1,50 Nm.	2,50 Nm.	8,6	—	—
" "	2,50 "	3,50 "	10,8	—	—
" "	3,50 "	4,50 "	11,0	—	—
" "	4,50 "	5,50 "	10,7	—	—
" "	5,50 "	6,50 Ab.	11,2	—	—
" "	6,50 Ab.	7,50 "	11,0	10,6	+ 34,17

Versuch XXXVII.

Aussäen der Sporen 3. Juni. Temp. 25° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
7. Juni	10,20 Vm.	11,20 Vm.	9,4	—	—
" "	11,20 "	12,20 Nm.	11,3	—	—
" "	12,20 "	1,20 "	12,1	10,9	—
Die Pilzdecke in 8 Theile geschnitten; Athmung auf der vorher benutzten Nährlösung.					
" "	2,— Nm.	3,— Nm.	11,5	—	—
" "	3,— "	4,— "	12.1	—	—
" "	4,— "	5,— "	12,8	—	—
" "	5,— "	6,— Ab.	14,2	—	—
" "	6,— Ab.	7,— "	14,2	13.0	+ 19,26

Versuch XXXVIII.

Aussäen der Sporen 12. Juni. Temp. 25° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
16. Juni	10,— Vm.	11,— Vm.	3,5	—	—
" "	11,— "	12,— M.	3 5	—	—
" "	12,— M.	1,— Nm.	4,6	3,9	—
Die Pilzdecke in 50 Theile geschnitten; Athmung auf vorher benutzter Nährlösung.					
" "	1,45 Nm.	2,45 Nm.	4,6	—	—
" "	2,45 "	3,45 "	6,1	—	—
" "	3,45 "	4,45 "	4,3	—	—
" "	4,45 "	5,45 "	4 0	—	—
" "	5,45 "	6,45 Ab.	4,7	4,7	+ 20,51

Versuch XXXIX.

Aussäen der Sporen 3. Juni. Temp. 25° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
6. Juni	9,15 Vm.	10,15 Vm.	11,9	—	—
„ „	10,15 „	11,15 „	14,4	—	—
„ „	11,15 „	12,15 Nm.	12,4	12,9	—
Zugabe von 0,0005 % $ZnSO_4$.					
„ „	12,50 Nm.	1,50 Nm.	12,2	—	—
„ „	1,50 „	2,50 „	16,9	—	—
„ „	2,50 „	3,50 „	16,9	—	—
„ „	3,50 „	4,50 „	15,8	—	—
„ „	4,50 „	5,50 „	22,7	—	—
„ „	5,50 „	6,50 Ab.	22,3	17,8	+ 37,98

Versuch XL.

Aussäen der Sporen 18. Juni. Temp. 28° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
21. Juni	9,— Vm.	10,— Vm.	3,6	—	—
„ „	10,— „	11,— „	5,4	—	—
„ „	11,— „	12,— M.	4,7	4,6	—
Zugabe von 0,0005 % $ZnSO_4$.					
„ „	1,— Nm.	2,— Nm.	5,2	—	—
„ „	2,— „	3,— „	4,1	—	—
„ „	3,— „	4,— „	5,4	—	—
„ „	4,— „	5,— „	5,7	—	—
„ „	5,— „	6,— Ab.	5,4	—	—
„ „	6,— Ab.	7,— „	5,9	5,3	+ 15,21

Versuch XLI.

Aussäen der Sporen 17. Juni. Temp. 25° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
20. Juni	9,20 Vm.	10,20 Vm.	7,6	—	—
„ „	10,20 „	11,20 „	7,6	—	—
„ „	11,20 „	12,20 Nm.	7,7	7,6	—

(Fortsetzung von „Versuch XLI.)

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
		Zugabe von 0,001 % $ZnSO_4$.			
20. Juni	1,— Nm.	2,— Nm.	9,9	—	—
„ „	2,— „	3,— „	9,9	—	—
„ „	3,— „	4,— „	10,7	—	—
„ „	4,— „	5,— „	10,3	—	—
„ „	5,— „	6,— Ab.	11,1	—	—
„ „	6,— Ab.	7,— „	11,3	—	—
„ „	7,— „	8,— „	13,7	11,0	+ 44,73

Versuch XLII.

Aussäen der Sporen 12. Juni. Temp. 25° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
15. Juni	9,— Vm.	10,— Vm.	4,5	—	—
„ „	10,— „	11,— „	6,1	—	—
„ „	11,— „	12,— „	6,1	5,6	—
		Zugabe von 0,001 % $ZnSO_4$.			
„ „	1,— Nm.	2,— Nm.	6,1	—	—
„ „	2,— „	3,— „	8,5	—	—
„ „	3,— „	4,— „	5,2	—	—
„ „	4,— „	5,— „	6,7	—	—
„ „	5,— „	6,— Ab.	6,1	—	—
„ „	6,— Ab.	7,— „	8,3	—	—
„ „	7,— „	8,— „	7,0	6,8	+ 21,42

Versuch XLIII.

Aussäen der Sporen 27. Juni. Temp. 25° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
29. Juni	9,30 Vm.	10,30 Vm.	13,5	—	—
„ „	10,30 „	11,30 „	14,0	—	—
„ „	11,30 „	12,30 Nm.	14,8	14,1	—

(Fortsetzung von Versuch XLIII.)

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
Zugabe von 0,002 % $ZnSO_4$.					
29. Juni	1,05 Nm.	2,05 Nm.	14,6	—	—
" "	2,05 "	3,05 "	16,7	—	—
" "	3,05 "	4,05 "	21.7	—	—
" "	4,05 "	5,05 "	21,5	—	—
" "	5,05 "	6,05 Ab.	22,1	—	—
" "	6,05 Ab.	7,05 "	26,4	—	—
" "	7,05 "	8,05 "	31,5	22,1	+ 56,73

Versuch XLIV.

Aussäen der Sporen 15. Juni. Temp. 25° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
18. Juni	9,10 Vm.	10,10 Vm.	6,2	—	—
" "	10,10 "	11,10 "	8,5	—	—
" "	11,10 "	12,10 "	9,2	8,0	—
Zugabe von 0,005 % $ZnSO_4$.					
" "	12,50 Nm.	1,50 Nm.	8,6	—	—
" "	1,50 "	2,50 "	8,9	—	—
" "	2,50 "	3,50 "	9,4	—	—
" "	3,50 "	4,50 "	10,6	—	—
" "	4,50 "	5,50 "	10,9	—	—
" "	5,50 "	6,50 Ab.	9,7	—	—
" "	6,50 Ab.	7,50 "	11,5	9,9	+ 23,75

Versuch XLV.

Aussäen der Sporen 22. Juni. Temp. 25° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
24. Juni	10,10 Vm.	11,10 Vm.	3,6	—	—
" "	11,10 "	12,10 "	4,7	—	—
" "	12,10 Nm.	1,10 "	5,4	4,6	—

(Fortsetzung von Versuch XLV.)

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
Zugabe von 0,075 % $ZnSO_4$.					
24. Juni	1,45 Nm.	2,45 Nm.	5,8	—	—
„ „	2,45 „	3,45 „	6,1	—	—
„ „	3,45 „	4,45 „	6,1	—	—
„ „	4,45 „	5,45 „	6,7	—	—
„ „	5,45 „	6,45 Ab.	6,8	6,3	+ 36,95

Versuch XLVI.

Aussäen der Sporen 29. Juni. Temp. 25° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
2. Juli	9,— Vm.	10,— Vm.	13,9	—	—
„ „	10,— „	11,— „	16,6	—	—
„ „	11,— „	12,— M.	15,8	15,4	—
Zugabe von 0,1 $ZnSO_4$.					
„ „	12,50 Nm.	1,50 Nm.	15,6	—	—
„ „	1,50 „	2,50 „	17,5	—	—
„ „	2,50 „	3,50 „	16,4	—	—
„ „	3,50 „	4,50 „	16,6	—	—
„ „	4,50 „	5,50 „	20,5	—	—
„ „	5,50 „	6,50 Ab.	20,6	17,9	+ 16,23

Versuch XLVII.

Aussäen der Sporen 20. Juni. Temp. 25° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
22. Juni	8,45 Vm.	9,45 Vm.	5,2	—	—
„ „	9,45 „	10,45 „	6,8	—	—
„ „	10,45 „	11,45 „	8,8	7,0	—

(Fortsetzung von Versuch XLVII.)

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
		Zugabe von 0,003 % $ZnSO_4$.			
22. Juni	12,10 Nm.	1,10 Nm.	6,5	—	—
„ „	1,10 „	2,10 „	6,7	—	—
„ „	2,10 „	3,10 „	7,7	—	—
„ „	3,10 „	4,10 „	7,6	—	—
„ „	4,10 „	5,10 „	7,7	—	—
„ „	5,10 „	6,10 Ab.	7,7	—	—
„ „	6,10 Ab.	7,10 „	8,1	7,4	+ 5,71
		Am nächsten Tage gaben die Bestimmungen folgende Resultate:			
23. Juni	8,40 Vm.	9,40 Vm.	24,1	—	—
„ „	9,40 „	10,40 „	23,2	23,7	—
		Auswaschen mit isot. NaCl-Lösung und Zugabe von Normalnährlösung:			
„ „	11,30 Vm.	12,30 Nm.	29,2	—	—
„ „	12.30 „	1,30 „	29,5	29,3	—

Versuch XLVIII.

Aussäen der Sporen 14. Juni auf Normalnährlösung + 0,0005 % $ZnSO_4$.
Temp. 25° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
17. Juni	10,30 Vm.	11,30 Vm.	39,4	—	—
„ „	11,30 „	12,30 Nm.	43,4	—	—
„ „	12,30 Nm.	1,30 „	47,3	43,4	—
		Auswaschen mit isot. NaCl-Lösung und Zugabe von Normalnährlösung.			
„ „	2,30 Nm.	3,30 Nm.	41,4	—	—
„ „	3,30 „	4,30 „	48,6	—	—
„ „	4,30 „	5,30 „	48,6	—	—
„ „	5,30 „	6,30 Ab.	53,6	—	—
„ „	6,30 Ab.	7,30 „	47,3	48,1	+ 10,82

Versuch XLIX.

Aussäen der Sporen 24. Juni. Temp. 25° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
26. Juni	9,— Vm.	10,— Vm.	11,8	—	—
" "	10,— "	11,— "	11,9	—	—
" "	11,— "	12,— M.	11,7	11,8	—
Zugabe von 0,0616 % $FeCl_3$.					
" "	12,40 Nm.	1,40 Nm.	13,7	—	—
" "	1,40 "	2,40 "	15,1	—	—
" "	2,40 "	3,40 "	14,7	—	—
" "	3,40 "	4,40 "	17,5	—	—
" "	4,40 "	5,40 "	15,8	—	—
" "	5,40 "	6,40 Ab.	18,0	—	—
" "	6,40 Ab.	7,40 "	19,4	16,3	+ 38,13

Versuch L.

Aussäen der Sporen 25. Juni. Temp. 25° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
28. Juni	9,— Vm.	10,— Vm.	5,7	—	—
" "	10,— "	11,— "	7,8	—	—
" "	11,— "	12,— M.	5,8	6,4	—
Zugabe von 0,0012 % $FeCl_3$.					
" "	1,— Nm.	2,— Nm.	6,8	—	—
" "	2,— "	3,— "	8,6	—	—
" "	3,— "	4,— "	8,0	—	—
" "	4,— "	5,— "	8,6	—	—
" "	5,— "	6,— Ab.	9,1	—	—
" "	6,— Ab.	7,— "	9,0	8,4	+ 31,25

Versuch LI.

Aussäen der Sporen 8. Juli. Temp. 25° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
11. Juli	9,— Vm.	10,— Vm.	6,1	—	—
" "	10,— "	11,— "	9,0	—	—
" "	11,— "	12,— "	7,4	7,2	—

(Fortsetzung von Versuch LI.)

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	bis			
		Zugabe von 0,05 % $MnCl_2$.			
11. Juli	12,35 Nm.	1,35 Nm.	8,2	—	—
" "	1,35 "	2,35 "	10,0	—	—
" "	2,35 "	3,35 "	9,5	—	—
" "	3,35 "	4,35 "	9,5	—	—
" "	4,35 "	5,35 "	9,6	—	—
" "	5,35 "	6,35 Ab.	13,4	10,0	+ 38,80

Versuch LII.

Aussäen der Sporen 12. Juli. Temp. 25° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	bis			
14. Juli	8,45 Vm.	9,45 Vm.	4,0	—	—
" "	9,45 "	10,45 "	5,8	—	—
" "	10,45 "	11,45 "	5,8	5,2	—
		Zugabe von 0,2 % Cocain.			
" "	12,20 Nm.	1,20 Nm.	6,1	—	—
" "	1,20 "	2,20 "	4,0	—	—
" "	2,20 "	3,20 "	5,2	—	—
" "	3,20 "	4,20 "	7,2	—	—
" "	4,20 "	5,20 "	6,2	—	—
" "	5,20 "	6,20 Ab.	7,2	6,0	+ 15,41

Versuch LIII.

Aussäen der Sporen 12. Juli. Temp. 25° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	bis			
15. Juli	7,— Vm.	8,— Vm.	9,5	—	—
" "	8,— "	9,— "	11,2	10,3	—
		Zugabe von 0,02 % Strychnin nitricum.			
" "	9,45 Vm.	10,45 Vm.	12,1	—	—
" "	10,45 "	11,45 "	10,8	—	—
" "	11,45 "	12,45 Nm.	13,9	—	—
" "	12,45 Nm.	1,45 "	12,6	—	—
" "	1,45 "	2,45 "	12,3	12,3	+ 19,41

Versuch LIV.

Aussäen der Sporen 7. Juli. Temp. 25° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
9. Juli	11,15 Vm.	12,15 Nm.	11,0	—	—
" "	12,15 Nm.	1,15 "	12,2	11,6	—
		Zugabe von 0,25 % Aether.			
" "	1,50 Nm.	2,50 Nm.	10,1	—	—
" "	2 50 "	3,50 "	10,6	—	—
" "	3,50 "	4,50 "	11,3	—	—
" "	4,50 "	5,50 "	11,9	—	—
" "	5,50 "	6,50 Ab.	11,0	—	—
" "	6,50 Ab.	7,50 "	14,2	11,5	—

Versuch LV.

Aussäen der Sporen 4. Juli. Temp. 25° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
6. Juli	9,35 Vm.	10,35 Vm.	9,2	—	—
" "	10,35 "	11,35 "	10,4	9,8	—
		Zugabe von 0,5 % Aether.			
" "	12,10 Nm.	1,10 Nm.	10,3	—	—
" "	1,10 "	2,10 "	12,8	—	—
" "	2,10 "	3,10 "	10,8	—	—
" "	3,10 "	4,10 "	12,6	—	—
" "	4,10 "	5,10 "	12,2	—	—
" "	5,10 "	6,10 Ab.	12,7	—	—
" "	6,10 Ab.	7,10 "	14,0	—	—
" "	7,10 "	8,10 "	13,3	12,3	+ 25,51

Versuch LVI.

Aussäen der Sporen 10. Juli. Temp. 25° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
12. Juli	9,— Vm.	10,— Vm.	7,7	—	—
" "	10,— "	11,— "	8,7	—	—
" "	11,— "	12,— M.	10,1	8,8	—

(Fortsetzung von Versuch LVI.)

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
		Zugabe von 2 % Aether.			
12. Juli	12,50 Nm.	1,50 Nm.	9,5	—	—
" "	1,50 "	2,50 "	9,4	—	—
" "	2,50 "	3,50 "	11,3	—	—
" "	3,50 "	4,50 "	9,4	—	—
" "	4,50 "	5,50 "	11,1	—	—
" "	5,50 "	6,50 Ab.	10,8	10,2	+ 15,90

Versuch LVII.

Aussäen der Sporen 5. Juli. Temp. 25° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
7. Juli	9,20 Vm.	10,20 Vm.	6,8	—	—
" "	10,20 "	11,20 "	8,3	—	—
" "	11.20 "	12,20 Nm.	8,5	7,9	—
		Zugabe von 3 % Aether.			
" "	1,— Nm.	2,— Nm.	8 3	—	—
" "	2,— "	3,— "	7,0	—	—
" "	3,— "	4,— "	7,9	—	—
" "	4,— "	5,— "	6,9	—	—
" "	5,— "	6,— Ab.	8,1	7,6	— 3,8

Versuch LVIII.

Aussäen der Sporen 6. Juli. Temp. 25° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
8. Juli	9,45 Vm.	10,45 Vm.	5,2	—	—
" "	10.45 "	11,45 "	6,5	—	—
" "	11,45 "	12,45 "	6,8	6,2	—

(Fortsetzung von Versuch LVIII.)

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
			Zugabe von 5 % Aether.		
8. Juli	1,20 Nm.	2,20 Vm.	4,3	—	—
" "	2,20 "	3,20 "	3,6	—	—
" "	3,20 "	4,20 "	3,2	—	—
" "	4,20 "	5,20 "	2,9	3,7	— 40,32
			Auswaschen mit isoton. NaCl-Lösung und Zugabe von Normalnährlösung.		
" "	6,15 Ab.	7,15 Ab.	1,3	—	—
" "	7,15 "	8,15 "	2,5	—	—
9. "	9,— Vm.	10,— Vm	5,6	—	—

Versuch LIX.

Aussäen der Sporen 11. Juli. Temp. 25° C. Luftstrom 3 L.

Die Zeit des Versuches			In 1 Stunde ausgeschiedene CO_2-Menge in mg	Durchschnittlich in 1 Std. ausg. CO_2 in mg	Zunahme + oder Abnahme — in %
Tag	Uhr von	Uhr bis			
13. Juli	8,45 Vm.	9,45 Vm.	6,5	—	—
" "	9,45 "	10,45 "	8,1	—	—
" "	10,45 "	11,45 "	8,8	—	—
			Zugabe von 7 % Aether.		
" "	12,20 Nm.	1,20 Nm.	Spuren	—	—

B. Die Versuche nach der Godlewski'schen Methode.

Versuch I.

Aussäen der Sporen 10. Sept. Vorversuch 30 Min.

Die Zeit des Versuches			Temp. in C°	Die Menge des aufgenommenen O in ccm	Durchschnittliche Menge in 1 Stunde		Die ganze Menge (von Zeit der Zusammenstellung des Apparates)		$\frac{CO_2}{O_2}$
Tag	Uhr von	Uhr bis			des aufgenommenen O in ccm	des ausgeschiedenen CO_2 in ccm	des aufgenommenen O in ccm	des ausgeschiedenen CO_2 in ccm	
13. Sept.	10,40 Vm.	11,40 Vm.	16,7	11,7	—	—	—	—	—
" "	11,40 "	12,40 Nm.	16,7	11,8	—	—	—	—	—
" "	12,40 "	1,40 "	16,6	12,1	11,9	12,8	41,5	44,8	1,08

(Fortsetzung von Versuch I.)

Die Zeit des Versuches: Tag	Uhr von	Uhr bis	Temp. in C°	Die Menge der aufgenommenen O in ccm	Durchschnittliche Menge in 1 Stunde: des aufgenommenen O in ccm	Durchschnittliche Menge in 1 Stunde: des ausgeschiedenen CO_2 in ccm	Die ganze Menge (von Zeit der Zusammenstellung des Apparates): des aufgenommenen O in ccm	Die ganze Menge (von Zeit der Zusammenstellung des Apparates): des ausgeschiedenen CO_2 in ccm	$\frac{CO_2}{O_2}$
Auswaschen mit isoton. NaCl-Lösung; Vorversuch 30 Min.									
13. Sept.	3,— Nm.	4,— Nm.	16,7	8,4	—	—	—	—	—
„ „	4,— „	5,— „	16,7	6,6	—	—	—	—	—
„ „	5,— „	6,— Ab.	16,8	5,7	—	—	—	—	—
„ „	6,— Ab.	7,— „	16,8	5,7	—	—	—	—	—
„ „	7,— „	8,— „	16,9	5,4	—	—	—	—	—
„ „	8,— „	9,— „	16,8	4,6	—	—	—	—	—
14. „	9,— „	10,— Vm.	16,5	43,6 = 3,3 durchschn. in 1St.	4,7	4,2	84,2	77,8	0,92
Zugabe von Normalnährlösung; Vorversuch 30 Min.									
„ „	11,— Vm.	12,— M.	16,8	8,3	—	—	—	—	—
„ „	12,— M.	1,— Nm.	16,8	9,3	—	—	—	—	—
„ „	1,— Nm.	2,— „	16,8	9,8	—	—	—	—	—
„ „	2,— „	3,— „	16,8	11,7	—	—	—	—	—
„ „	3,— „	4,— „	16,8	12,1	10,2	9,9	55,3	54,7	0,99

Versuch II.

Aussäen der Sporen 2. Dec. Vorversuch 1 Std.

Die Zeit des Versuches: Tag	Uhr von	Uhr bis	Temp. in C°	Die Menge des aufgenommenen O in ccm	Durchschnittliche Menge in 1 Stunde: des aufgenommenen O in ccm	Durchschnittliche Menge in 1 Stunde: des ausgeschiedenen CO_2 in ccm	Die ganze Menge (von Zeit der Zusammenstellung des Apparates): des aufgenommenen O in ccm	Die ganze Menge (von Zeit der Zusammenstellung des Apparates): des ausgeschiedenen CO_2 in ccm	$\frac{CO_2}{O_2}$
5. Dec.	10,35 Vm.	11,35 Vm.	19,5	7,7	—	—	—	—	—
„ „	11,35 „	12,35 Nm.	19,6	11,2	—	—	--	—	—
„ „	12,35 Nm.	1,35 „	19,4	13,7	10,9	12,7	40,3	51,0	1,26
Auswaschen mit isoton. NaCl-Lösung; Vorversuch 1 Std.									
„ „	3,10 Nm.	4,10 Nm.	18,1	7,5	—	—	—	—	—
„ „	4,10 „	5,10 „	19,4	2,1	—	—	—	—	—
„ „	5,10 „	6,10 Ab.	19,7	4,7	—	—	—	—	—
„ „	6,10 Ab.	7,10 „	19,3	6,3	—	—	—	—	—
„ „	7,10 „	8,10 „	18,7	5,8	5,3	4,7	33,9	28,1	0,82
Zugabe von Normalnährlösung; Vorversuch 1 Std.									
„ „	9,30 Ab.	10,30 Ab.	18,0	9,4	—	—	—	—	—
„ „	10,30 „	11,30 „	17,8	12,3	10,8	10,0	31,1	30,1	0,97

Versuch III.

Aussäen der Sporen 9. Dec. Vorversuch 1 Std.

Die Zeit des Versuches: Tag	Uhr von	Uhr bis	Temp. in C°	Die Menge des aufgenommenen O in ccm	Durchschnittliche Menge in 1 Stunde: des aufgenommenen O in ccm	Durchschnittliche Menge in 1 Stunde: des ausgeschiedenen CO_2 in ccm	Die ganze Menge (von Zeit der Zusammenstellung des Apparates: des aufgenommenen O in ccm	Die ganze Menge (von Zeit der Zusammenstellung des Apparates: des ausgeschiedenen CO_2 in ccm	$\frac{CO_2}{O_2}$
11. Dec.	10,40 Vm.	11,40 Vm.	19,2	11,7	—	—	—	—	—
" "	11,40 "	12,40 "	18,7	15,9	13,8	10,7	39,3	32,0	0,81

Auswaschen mit isoton. NaCl-Lösung; Athmung auf isoton. NaCl-Lösung mit Zugabe von 0,003% $ZnSO_4$. Vorversuch 1 Std.

Tag	von	bis	Temp.	O in ccm	O in ccm	CO_2 in ccm	O in ccm	CO_2 in ccm	$\frac{CO_2}{O_2}$
" "	2,15 Nm.	3 15 Nm.	18,4	7.9	—	—	—	—	—
" "	3,15 "	4,15 "	18,1	7,3	—	—	—	—	—
" "	4,15 "	5,15 "	18,1	5,6	—	—	—	—	—
" "	5,15 "	6,15 Ab.	17,7	6,3	—	—	—	—	—
" "	6,15 Ab.	7,15 "	17,0	5,8	6,6	7,1	40,8	42,9	1,05

C. Mikroskopische Messungen.

Versuch I.

Tag des Versuches 15. Mai. Temp. 26,3° C.

Stunde und Minuten	Zuwachs in 5 Minuten in μ	Stunde und Minuten	Zuwachs in 5 Minuten in μ	Stunde und Minuten	Zuwachs in 5 Minuten in μ
11,10 Vm.	Anfang	Auswaschen mit Leitungswasser		Zugabe von Normalnährlösung	
11,15 "	1,1				
11,20 "	0,9	12,46 Nm.	—	1,50 Nm.	—
11,25 "	0,6	1,46 "	—	2,10 "	—
11,30 "	2,0	—	—	2,15 "	0,1
11,35 "	2,0	—	—	2,20 "	0,1
11,40 "	0,6	—	—	2,25 "	1,1
11,45 "	1,3	—	—	2,30 "	0,6
11,50 "	0,9	—	—	2,35 "	1,3
11,55 "	1,7	—	—	2,40 "	2,0
12,— M.	2,6	—	—	2,45 "	2,0
12,05 Nm.	3,0	—	—	2,50 "	3,3
12,10 "	2,8	—	—	2,55 "	2,6
12,15 "	2,6	—	—	3,— "	2,8
12,20 "	2,6	—	—	—	—
12,25 "	2,6	—	—	—	—

Versuch II.

Tag des Versuches 17. Mai. Temp. 20° C.

Stunde und Minuten	Zuwachs in 5 Minuten in μ	Stunde und Minuten	Zuwachs in 5 Minuten in μ	Stunde und Minuten	Zuwachs in 5 Minuten in μ
12,50 Nm.	Anfang	Auswaschen mit Leitungswasser		Zugabe von Normalnährlösung	
12,55 „	1,3				
1,— „	2,0	1,30 Nm.	—	3,— Nm.	—
1,05 „	2,0	2,55 „	—	3,35 „	—
1,10 „	2,0	—	—	die Seitenästchen begannen zu wachsen und das Wachsthum ging rasch weiter.	
1,15 „	2,0	—	—		
1,20 „	2,0	—	—		
1,25 „	2,0	—	—		

Versuch III.

Tag des Versuches 18. Mai. Temp. 27° C.

Stunde und Minuten	Zuwachs in 5 Minuten in μ	Stunde und Minuten	Zuwachs in 5 Minuten in μ	Stunde und Minuten	Zuwachs in 5 Minuten in μ
3,41 Nm.	Anfang	Auswaschen mit Leitungswasser		Zugabe von Normalnährlösung	
3,46 „	3,9				
3,51 „	3,9	4,20 Nm.	—	4,24 Nm.	—
3,56 „	3,9	5,20 „	—	4,44 „	0,6
4,01 „	3,9	—	—	4,49 „	0,4
4,06 „	3,9	—	—	4,54 „	0,3
4,11 „	3,9	—	—	4,59 „	—
—	—	—	—	5,04 „	0,3
—	—	—	—	5,09 „	1,3
—	—	—	—	5,14 „	2,6
—	—	—	—	5,19 „	3,9
—	—	—	—	5,24 „	3,9

Versuch IV.

Tag des Versuches 30. Mai. Temp. 20° C.

Stunde und Minuten	Zuwachs in 5 Minuten in μ	Stunde und Minuten	Zuwachs in 5 Minuten in μ	Stunde und Minuten	Zuwachs in 5 Minuten in μ
11,50 Vm.	Anfang	Auswaschen mit isot. NaCl-Lösung		Zugabe von Normalnährlösung	
11,55 „	1,3				
12,— M.	2,0	12,43 Nm.	—	6,05 Ab.	—
12,05 Nm.	2,0	6,05 „	—	Ueber Nacht ist der Pilz gewachsen und am nächsten Tage wuchs er mit folgender Schnelligkeit	
12,10 „	2,0	—	—		
12,15 „	2,0	—	—		
12,20 „	2,0	—	—		
12,25 „	2,0	—	—	9,45 Vm.	—
12,30 „	2,0	—	—	9,50 „	1,3
—	—	—	—	9,55 „	1,5
—	—	—	—	10,— „	2,3
—	—	—	—	10,05 „	2,0
—	—	—	—	10,10 „	2,0

Versuch V.

Tag des Versuches 31. Mai. Temp. 18° C.

Stunde und Minuten	Zuwachs in 5 Minuten in μ	Stunde und Minuten	Zuwachs in 5 Minuten in μ	Stunde und Minuten	Zuwachs in 5 Minuten in μ
11,30 Vm.	Anfang	Auswaschen mit isot. NaCl-Lösung		Zugabe von Normalnährlösung	
11,35 „	2,6				
11,40 „	3,3	12,30 Nm.	—	1,27 Nm.	—
11,45 „	3,3	1,25 „	—	3,— „	—
11,50 „	1,3	—	—	Verzweigung des Fadens und weiteres Wachsthum des neuen Aestchens.	
11,55 „	2,6	—	—		
12,— M.	2,0	—	—		
12,05 Nm.	2,6	—	—	—	—
12,10 „	2,0	—	—	—	—
12,15 „	2,6	—	—	—	—

Versuch VI.

Tag des Versuches 1. Juni. Temp. 19° C.

Stunde und Minuten	Zuwachs in 5 Minuten in μ	Stunde und Minuten	Zuwachs in 5 Minuten in μ	Stunde und Minuten	Zuwachs in 5 Minuten in μ
4,— Nm.	Anfang	Auswaschen mit isot. NaCl-Lösung		Zugabe von Normalnährlösung	
4,05 „	1,3				
4,10 „	2,0	4,45 Nm.	—	5,20 Nm.	—
4,15 „	2,0	5,15 „	—	6,05 Ab.	Verzweigung
4,20 „	2,0	—	—	6,10 „	0,7
4,25 „	2,0	—	—	6,15 „	1,3
4,30 „	2,0	—	—	6,20 „	1,3
4,35 „	2,6	—	—	6,25 „	1,6
—	—	—	—	6,30 „	2,0
—	—	—	—	6,35 „	2,3

Versuch VII.

Tag des Versuches 22. Mai. Temp. 23° C.

Stunde und Minuten	Zuwachs in 5 Minuten in μ	Stunde und Minuten	Zuwachs in 5 Minuten in μ
12,45 Nm.	Anfang	Auswaschen mit Normalnährlösung	
12,50 „	2,6	12,38 Nm.	—
12,55 „	2,6	12,43 „	0,6
1,— „	2,0	12,48 „	—
1,05 „	2,6	12,53 „	1,3
1,10 „	2,0	12,58 „	1,3
1,15 „	2,0	1,03 „	1,6
1,20 „	2,6	1,08 „	2,3
1,25 „	2,6	1,13 „	2,0
—	—	1,18 „	3,3
—	—	1,23 „	2,6

Versuch VIII.

Tag des Versuches 25. Mai. Temp. 21° C.

Stunde und Minuten	Zuwachs in 5 Minuten in μ	Stunde und Minuten	Zuwachs in 5 Minuten in μ
11,25 Vm.	Anfang	Auswaschen mit Normalnährlösung	
11,30 „	2,0	12,45 Nm.	—
11,35 „	2,6	12,50 „	2,6
11,40 „	2,6	12,55 „	2,6
11,45 „	2,0	1,— „	2,6

(Fortsetzung von Versuch VIII.)

Stunde und Minuten	Zuwachs in 5 Minuten in μ	Stunde und Minuten	Zuwachs in 5 Minuten in μ
11,50 Vm.	2,0	1,05 Nm.	2,0
11,55 „	2,9	1,10 „	2,6
12,— M.	2,3	1,15 „	2,3
12,05 Nm.	2,6	1,20 „	2,0
12,10 „	2,0	1,25 „	1,3
12,15 „	2,0	1,30 „	2,0
12,20 „	2,6	1,35 „	2,3
12,25 „	2,0	1,40 „	2,6

Versuch IX.

Tag des Versuches 7. Juni. Temp. 26° C.

Stunde und Minuten	Zuwachs in 5 Minuten in μ	Stunde und Minuten	Zuwachs in 5 Minuten in μ
5,40 Nm.	Anfang	Zugabe von Normalnährlösung	
5,45 „	3,9	7,30 Ab.	—
5,50 „	5,2	7,45 „	0,6
5,55 „	5,2	7,50 „	1,3
Auswaschen mit isot. Rohrzuckerlösung		7,55 „	0,6
6,05 Ab.	—	8,— „	0,6
7,25 „	—	8,05 „	0,6

Versuch X.

Tag des Versuches 14. Juni. Temp. 23° C.

Stunde und Minuten	Zuwachs in 5 Minuten in μ	Stunde und Minuten	Zuwachs in 5 Minuten in μ
6,45 Ab.	Anfang	Zugabe von Normalnährlösung	
6,50 „	3,9	8,— Ab.	—
6,55 „	3,9	8,05 „	—
7,— „	3,9	8,10 „	—
7,05 „	3,9	8,15 „	1,3
Auswaschen mit isot. Rohrzuckerlösung		8.20 „	1,3
7,15 Ab.	—	8,25 „	1,3
8,— „	—	Am nächsten Tage gemessen, erwiesen den folgenden Zuwachs in 5 Minuten	
—	—	11,20 Vm.	—
—	—	11,40 „	2,0
—	—	11,50 „	2,6

Versuch XI.

Tag des Versuches 15. Juni. Temp. 23° C.

Stunde und Minuten	Zuwachs in 5 Minuten in μ	Stunde und Minuten	Allgemeiner Zuwachs
12,30 Nm.	Anfang	10,50 Vm.	—
12,35 „	2,6	11,— „	1,3
12,40 „	3,3	11,50 „	2,0
12,45 „	3,3	12,50 Nm.	2,0
12,50 „	3,3	Auswaschen mit isot. Rohrzuckerlösung	
Auswaschen mit isot. Rohrzuckerlösung		1,10 Nm.	—
1,— Nm.	—	2,45 „	—
3,45 „	—	Zugabe von Normalnährlösung	
Ueber Nacht ist der Pilz gewachsen und im nächsten Tage wuchs er mit folgender Schnelligkeit.		2,45 Nm.	—
		4,45 „	1,3
		5,— „	1,3
—	—	5,15 „	1,3

Versuch XII.

Am vorigen Tage mit isot. Rohrzuckerlösung ausgewaschenes Mycelium erwies folgenden Zuwachs. Temp. 23° C.

Stunde und Minuten	Allgemeiner Zuwachs	Stunde und Minuten	Allgemeiner Zuwachs
10,50 Vm.	Anfang	Zugabe von Normalnährlösung	
11,— „	1,3	1,45 Nm.	—
11,50 „	2,0	4,45 „	1,3
12,10 Nm.	2,0	5,— „	1,3
Auswaschen mit isot. Rohrzuckerlösung		5,15 „	1,3
12,15 Nm.	—	—	—
1,45 „	—	—	—

Versuch XIII.

Nach Auswaschen mit isot. Traubenzuckerlösung waren die einzelnen (I—VI) Nebenfäden des Mycelium gemessen und erwiesen folgenden allgemeinen Zuwachs.

Stunde und Minuten	I	II	III	IV	V	VI	Wachsthum des Conidienträgers	
							Stunde und Minuten	Allgemeiner Zuwachs
3,— Nm.	Anfang	—	—	—	—	—	3,20 Nm.	Anfang
3,25 „	0,6	—	—	—	—	—	3,25 „	2,6
3,30 „	—	—	—	—	—	—	3,30 „	2,0
3,45 „	1,3	—	—	—	—	—	3,40 „	2,6
4,— „	—	2,0	2,0	—	2,6	1,3	3,50 „	3,9
4,10 „	0,6	—	—	—	—	—	4,— „	2,0
4,35 „	—	5,2	—	2,6	1,3	6,5	4,10 „	1,3

(Fortsetzung von Versuch XIII).

Stunde und Minuten	I	II	III	IV	V	VI	Wachsthum des Conidienträgers	
							Stunde und Minuten	Allgemeiner Zuwachs
5,— Nm.	—	5,2	—	2,6	3,3	2,6	4,25 „	2,6
5,30 „	—	6.5	—	4,4	7,8	6,5	4,35 „	2,6
6,— Ab.	—	7,8	—	3,9	7,8	6,5	4,45 „	2,0
6,30 „	—	7,8	—	4,4	6,5	2,6	4,55 „	0,6
7,— „	—	2,0	—	0,6	—	2,0	5,05 „	1,3
7,30 „	—	—	—	—	—	4,5	5,15 „	—
8,— „	—	Knospenbildung	—	Knospenbildung	—	1,3 Knospenbildung	5,25 „	Ausbildung der Conidien.
				Am nächsten Tage gemessen:				
10,— Vm.	Anfang	—	—	—	—	—	—	—
11,15 „	—	—	—	2,0	—	4,4	—	—
12,15 Nm.	—	—	—	0,6	—	0,6	—	—
1,15 „	—	—	—	—	—	—	—	—
3,15 „	—	—	—	—	—	—	—	—

Versuch XIV.

Nach Auswaschen mit isot. Zuckerlösung beobachteter allgemeiner Zuwachs.

Stunde und Minuten	I	II
1,35 Nm.	ausgewaschen	
3,15 „	—	—
7,30 Ab.	57,2	24,7

Versuch XV.

Zuwachs nach Auswaschen mit isot. Rohrzuckerlösung:

	I	II
3 Uhr 30 Min.	ausgewaschen	
6 „ — „	—	1,3 μ
8 „ 50 „	—	0,6 „

Versuch XVI.

Zuwachs nach Auswaschen mit isot. Rohrzuckerlösung:

	I	II
5 Uhr Nm.	ausgewaschen	
9 „ Ab.	—	—

Versuch XVII.

Zuwachs nach Auswaschen mit isot. Rohrzuckerlösung:

	I	II
1 Uhr 10 Min. Nm.	ausgewaschen	
5 „ — „ „	2,0	0,6 μ
5 „ 30 „ „	2,0	1,3 „
6 „ — „ „	2,6	3,9 „

Versuch XVIII.

Zuwachs nach Auswaschen mit isot. Rohrzuckerlösung, die nach Ansäuern sterilisirt wurde:

	I	II	III
11 Uhr 45 Min.	ausgewaschen		
3 „ 50 „	2,0	1,3	1,3 μ
7 „ — „	sehr gross	2,6	55,9 „

Versuch XIX.

Zuwachs nach Auswaschen mit isot. Rohrzuckerlösung, die nach Ansäuren sterilisirt wurde:

	I	II
1 Uhr 15 Min.	ausgewaschen	
3 ,, 50 ,,	2,0	2,0 μ
7 ,, — ,,	37,1	44,2 ,,

Versuch XX.

Nach Auswaschen mit isot. (0,0463 %) Traubenzuckerlösung erwiesen die Pilzfäden (I—III) folgenden Zuwachs:

	I a	I b	II a	II b	III a	III b
1 Uhr 50 Min.	ausgewaschen					
2 ,, 30 ,,	3,3	5,9	—		—	
3 ,, 35 ,,	—		14,3	7,2	10,4	15,0 μ
7 ,, 35 ,,	3,9	7,8	—		—	
7 ,, 40 ,,	—		7,8	1,3	14,3	20,8 ,,

Versuch XXI.

Nach 15 Minuten dauerndem Auswaschen mit isot. Traubenzuckerlösung ist wieder Wachsthum eingetreten mit folgender Schnelligkeit.

Stunde und Minuten	Zuwachs in 5 Minuten in μ	Stunde und Minuten	Zuwachs in 5 Minuten in μ
4,35 Nm.	Anfang	6,25 Ab.	1,3
6,10 Ab.	10,4	6,30 ,,	2,6
6,15 ,,	1,3	6,35 ,,	2,0
6,20 ,,	1,3	—	—

Versuch XXII.

Tag des Versuches 1. Juli. Temp. 22° C. Nach Auswaschen mit isot. Traubenzuckerlösung ist folgender Zuwachs bemerkt worden.

Stunde und Minuten	Zuwachs in 5 Minuten in μ	Stunde und Minuten	Zuwachs in 5 Minuten in μ
10,30 Vm.	Anfang	11,25 Vm.	0,6
11,— ,,	2,0	11,30 ,,	0,6
11,05 ,,	1,3	11,35 ,,	—
11,10 ,,	0,6	11,40 ,,	2,0
11,15 ,,	0,6	11,45 ,,	1,3
11,20 ,,	1,3	—	—

Versuch XXIII.

Nach Auswaschen mit Leitungswasser.

Tag des Versuches	Stunde und Minuten	Zuwachs der einzelnen Individuen in μ			
		I	II	III	IV
29. Juni	3,15 Nm.	ausgewaschen			
30. ,,	10,15 Vm.	—	—	—	—
—	1,15 Nm.	—	—	—	—
Probe mit Anilinblau	—	gesund			

Versuch XXIV.

Nach Auswaschen mit Leitungswasser.

Tag des Versuches	Stunde und Minuten	Zuwachs der einzelnen Individuen in μ		
		I	II	III
29. Juni	3,30 Nm.	gewaschen		
30. „	3,— „	—	—	—
Probe mit Anilinblau	—	gesund		

Figuren-Erklärung.

Tafel III.

Figur 1. Die Athmungsveränderung nach Auswaschen der Nährlösung mit Leitungswasser (A., Vers. I). Bei II: Auswaschen mit Leitungswasser, bei VII: Zugabe von Normalnährlösung.

Figur 2. Die Athmungsveränderung nach Auswaschen der Nährlösung mit isot. NaCl-Lösung (B., Vers. I). Bei III: Auswaschen mit isot. NaCl-Lösung, bei X: Zugabe von Normalnährlösung.

Figur 3. Einfluss des Zuckers auf die Athmung. A. (A. Vers. XV) bei III: Auswaschen der Normalnährlösung mit isot. Lösung, welche neben den Mineralbestandtheilen im Verhältniss der Normalnährlösung statt Zucker 0,565% NaCl enthielt; bei XIII: Zugabe von Normalnährlösung. — B. (A. Vers. XIV) bei III: Auswaschen der Normalnährlösung mit der isot. Lösung, welche neben 5% Zucker 1,028% NaCl, an Stelle der Mineralbestandtheile der Normalnährlösung, enthielt.

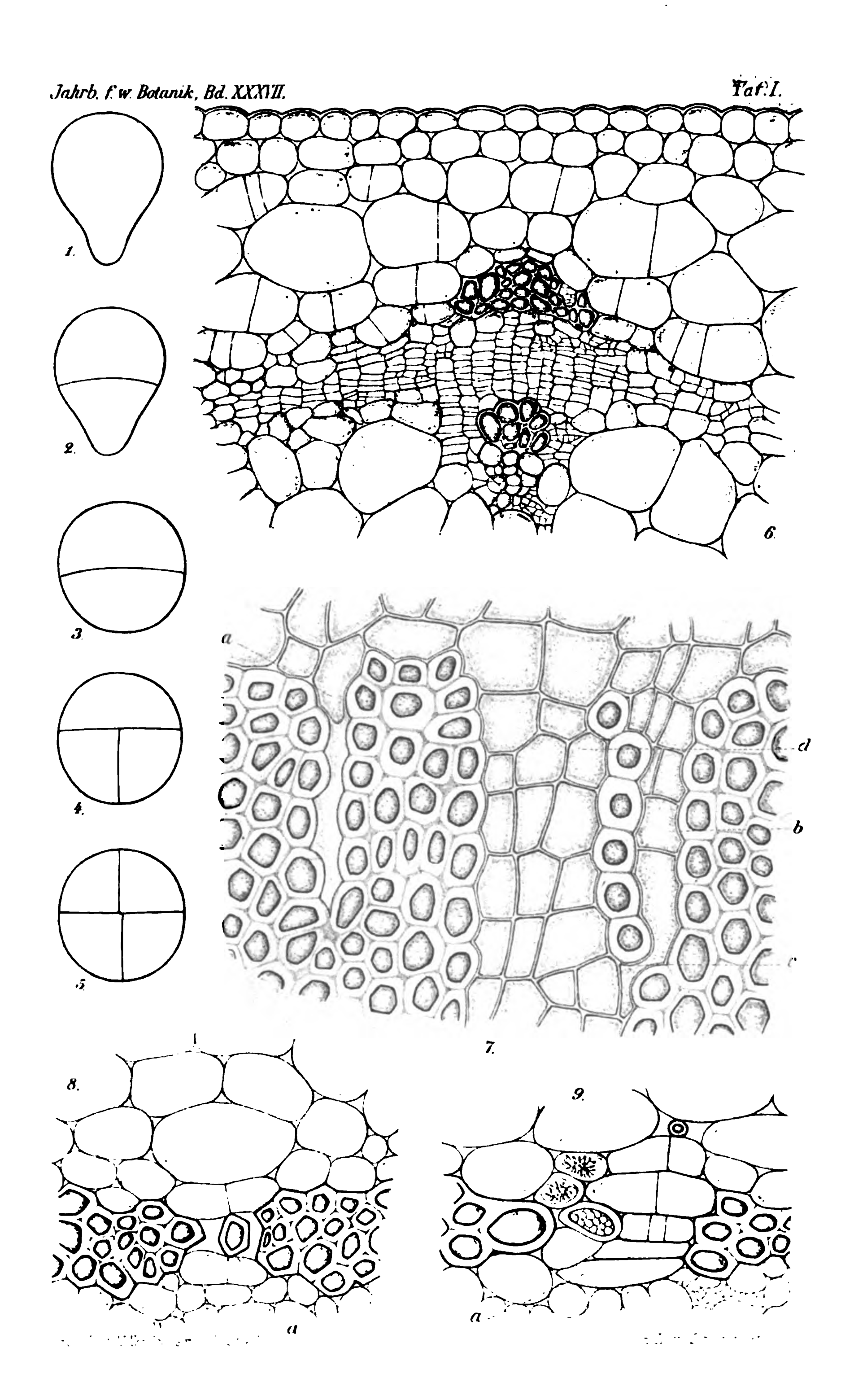
Figur 4. Der Vergleich des Respirationswerthes des Glycerins und Weinsäure mit isotonischer Zuckermenge. A. (A. Vers. XVII) bei III: Zugabe von glycerinhaltiger Nährlösung; bei VIII: Zugabe von Normalnährlösung. — B. (A. Vers. XXI): bei III: Zugabe von weinsäurehaltiger Nährlösung; bei VII: Zugabe von Normalnährlösung.

Figur 5. Einfluss der plötzlichen Concentrationsänderung auf die Athmungsgrösse. A. (A. Vers. XXIV) bei II: Zugabe von verdünnter Nährlösung. — B. (A. Vers. XXIII) bei II: Zugabe von concentrirter Nährlösung.

Figur 6. Die Einwirkung der Metallsalze auf die Athmungsgrösse. A. (A. Vers. XLIII) bei III: Zugabe von 0,002% $ZnSO_4$. — B. (A. (Vers. XLIX) bei III: Zugabe von 0,062% $FeCl_3$.

Inhalt

des vorliegenden 1. Heftes, Band XXXVII.


1.
2.
3.
4.
5.
6.
a
d
b
c
7.
8.
a
9.
a

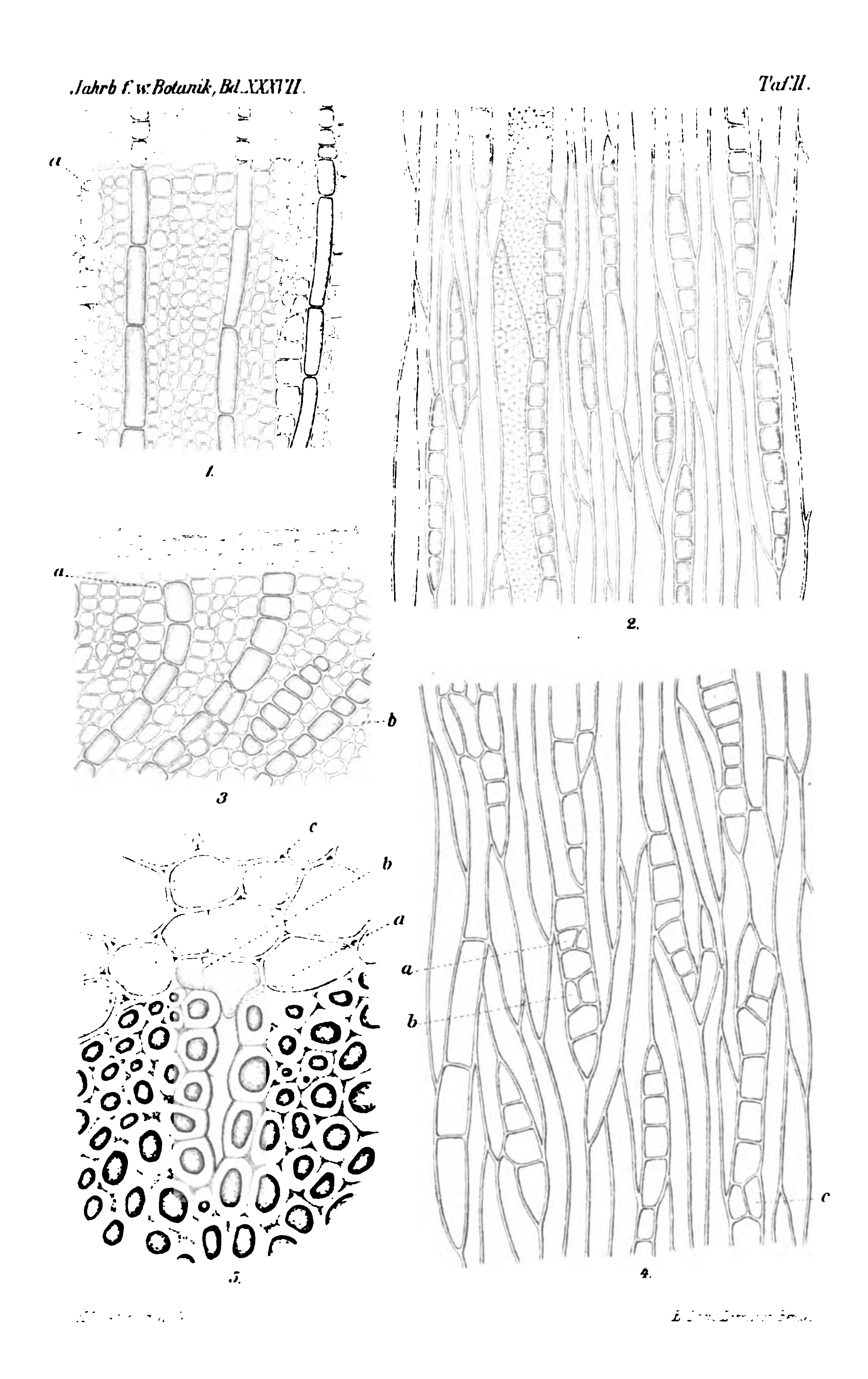

a
1.
a
b
3
c
b
a
5.
2.
a
b
c
4.

Fig. 1.

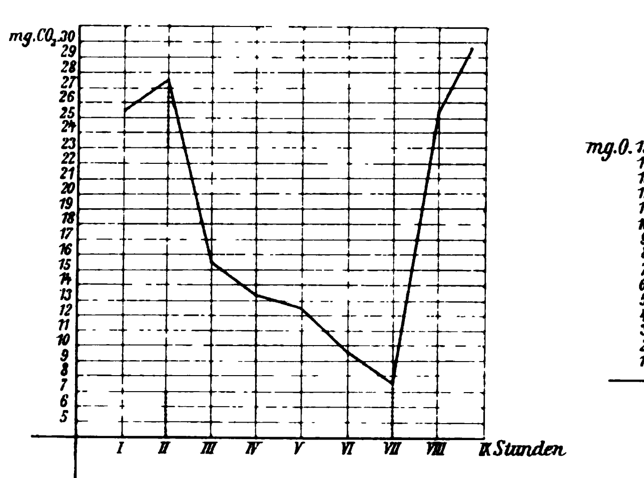


Fig. 2

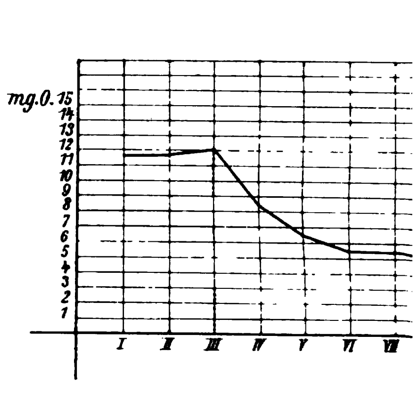


Fig. 3.

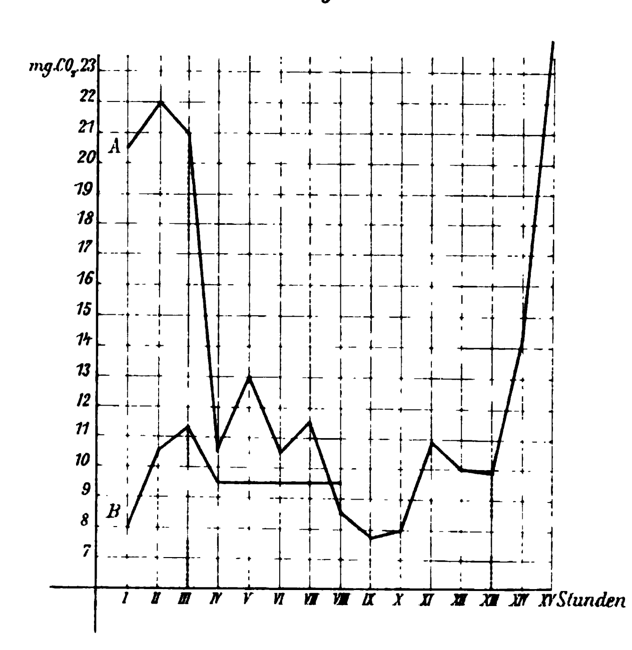
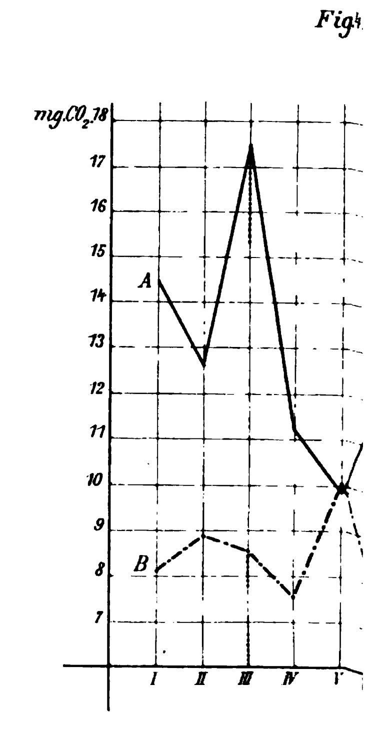


Fig. 4



Kozinski gez.

Fig. 2.

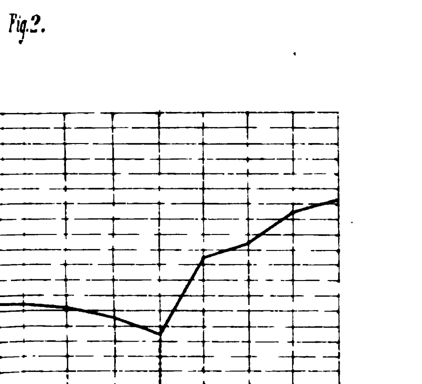


Fig. 5.

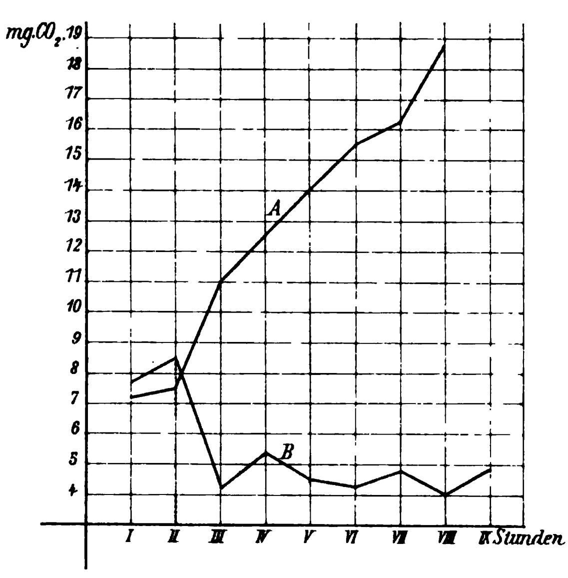


Fig. 4.

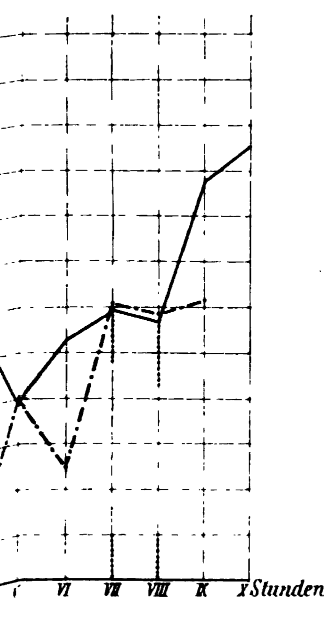
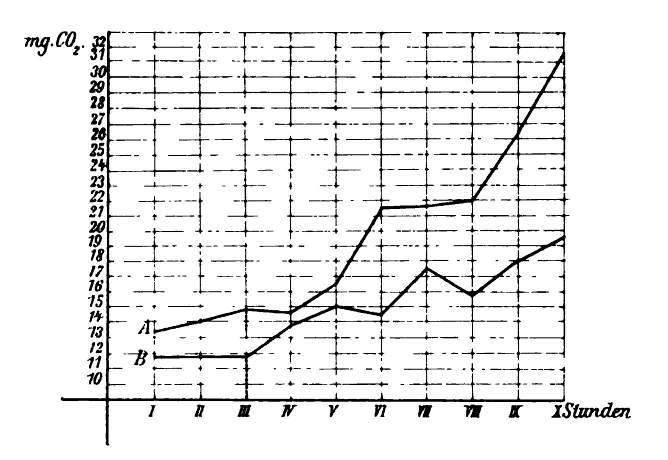


Fig. 6.



Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

Botanical

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer
Professor an der Universität Leipzig

und

E. Strasburger
Professor an der Universität Bonn

Siebenunddreissigster Band. Zweites Heft
Mit 3 Tafeln und 2 Textfiguren.

Leipzig
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1902

Alle Zusendungen für die Redaction bittet man zu richten an Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. Aug bis 20. September nur an Gebrüder Borntraeger in Berlin SW. Dessauerstrasse 29

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Inhalt des vorhergehenden Heftes 1, Band XXXVII.

Die Widerstandsfähigkeit einiger Schimmelpilze gegen Metallgifte.

Von

Carl Pulst.

Mit 2 Textfiguren.

Es ist lange bekannt, dass manche Organismen sowohl des Thier- wie des Pflanzenreiches gegen Stoffe organischer und anorganischer Natur, welche wir wegen der tödtlichen Wirkung verhältnissmässig kleiner Mengen schlechthin als Gifte bezeichnen, sehr widerstandsfähig sind[1]).

Diese Thatsache ist allerdings gemäss den Angaben der alten Literatur auch für die höher organisirten Vertreter des Pflanzenreiches in mehr oder minder hohem Grade festgestellt worden[2]), sie tritt aber in höherem Maasse bei den niederen Pflanzen, den Bakterien[3]) und ganz besonders bei den Schimmelpilzen[4]) in die Erscheinung.

1) Loew, Giftwirkungen p. 21 und 32.

2) Nobbe, Samenkunde 1876, physiol. Th. p. 273; Haberland, Landw. Centralbl. 1874, p. 353; Vogel sen., Verhandl. d. VIII. Vers. deutsch. Naturf. u. Aerzte zu Heidelberg 1829; Sigmund, Landw. Versuchsstat. 1896; Kahlenberg und True, Ref. in d. Zeitschr. f. physikal. Chemie 1897, Bd. XXII; Heald, Ref. ebenda; Coupin, Compt. rend. hebdom. des séances de l'Acad. des sciences. Tom. CXXVII, No. 1, 1898, p. 400.

3) Dieudonné, Biolog. Centralbl. 1895, Bd. XV, p. 109; Paul und Krönig „Die chem. Grundlagen d. Lehre von d. Desinfect.“ Zeitschr. f. Hygiene und Inf.-Krankh., Bd. XXV; Brefeld, Untersuchung. über Spaltpilze 1878, p. 11.

4) Seynes, Centralbl. f. Bakteriol. 1896, p. 710; dass. Botan. Centralbl. 1896, I, Bd. 46, p. 157; Pfeffer, Pflanzenphysiol., Bd. II, § 98 und p. 454; Clark, Journ. of Physic. Chemistry 1899, Bd. III, p. 263—316; Stevens, Botanical Gazette vol. XXVI, 1898, II, p. 400; Trabut, Bullet. de la Soc. botan. de France 1895, T. 42, p. 33; Gosio, Ber. d. Deutsch. chem. Gesellsch., 1897, p. 1024.

Die Wirkung, welche die im Nährboden gebotenen Gifte auf den Organismus ausüben, wird sich naturgemäss — wie das besonders in den citirten Arbeiten von **Paul** und **Krönig** Berücksichtigung findet — in zweierlei Weise bemerkbar machen: das Gift des Substrates wird entweder die Entwickelung des Pilzes hemmen beziehungsweise verhindern oder aber die Entwickelungsfähigkeit desselben gänzlich vernichten, d. h. eine tödtliche Wirkung ausüben.

Anlehnend an alle diese Erfahrungen, die in der älteren und neueren Literatur ihren Ausdruck finden, und diejenigen über die Aufnahme der Metalle, welche in dem Capitel über die entbehrlichen Aschenbestandtheile von **Pfeffer**[1]) zusammengestellt sind, hatte ich es mir zur Aufgabe gemacht, einige Versuche mit den vier Schimmelpilzen, *Mucor mucedo*, *Aspergillus niger*, *Botrytis cinerea* und *Penicillium glaucum*, anzustellen, um ihre Resistenz gegen einige Metallgifte festzustellen und miteinander zu vergleichen. Diese Feststellung der Resistenz sollte sich lediglich auf die Möglichkeit einer Entwickelung der genannten Pilze auf dem das jeweilige Metallgift enthaltenden Nährboden erstrecken ohne wesentliche Berücksichtigung der direct tödtlichen Wirkungen der Metallgifte. Es konnten somit nur diejenigen Concentrationen als Grenzconcentrationen in Frage kommen, welche die Entwickelung der Pilze zu verhindern geeignet sind, ohne dieselbe durch Vernichtung des Lebens unbedingt unmöglich zu machen.

Wie aber einem animalischen Organismus erfahrungsgemäss die andauernde Gewöhnung an denselben, unter normalen Bedingungen schädlichen Stoff eine grössere Resistenz verleiht, so musste bei der Feststellung der Wachsthumsgrenzen obiger vier Pilze auch dieser Factor der Accommodation berücksichtigt werden.

Eine solche Accommodation aber konnte sowohl von dem Versuchsobject selbst durch zeitlich lange Berührung mit dem Giftstoff, solange dieser nicht tödtlich wirkte, erreicht werden, als auch auf einer stufenweisen Zunahme von Generation zu Generation beruhen. Immerhin war es für das Ziel meiner Arbeit nothwendig, vorerst für das jeweilige Metallgift die Grenzconcentration für die Entwickelung der Sporen eines in keiner Weise accommodirten Pilzes, also einer giftfreien Kultur, zu bestimmen, um dann in entsprechenden Parallelversuchen mit den Sporen eines ein oder

1) **Pfeffer**, Pflanzenphysiol. 1897, § 75.

mehrere Generationen hindurch an den Giftstoff gewöhnten Pilzes zu ermitteln, ob die Resistenz gegenüber dem hemmenden Medium sich dadurch vergrössert hatte, und welcher Art diese Anpassung seitens des Pilzes ist.

Wenn aber dies der Fall und damit die entwickelungshemmende Eigenschaft der Metallsalze je nach dem Grade der Accommodation des Pilzes eine bedingte ist, so kann einerseits die Frage entstehen, ob diese Anpassung des Pilzes eine für jedes einzelne der gewählten Metallsalze specielle ist[1]), oder ob die Anpassung desselben an das eine Gift ihm auch eine erhöhte Resistenz einem anderen gegenüber verleiht. Andererseits aber musste, falls die Erwerbung grösserer Resistenz durch allmähliche Anpassung dargethan war, die Frage nach der Dauer dieser Eigenschaft aufgeworfen werden; erwies sie sich als eine vorübergehende oder war sie zu einer bleibenden geworden, sodass man geneigt sein könnte, von einer Vererbung zu sprechen?

Diese Punkte umfassen somit den Hauptteil meiner Arbeiten, welchen ich schliesslich noch einige Versuche anschloss, die auf das Ziel lossteuern, einen Einblick in die Ursache der verhältnissmässig grossen Resistenz eines *Penicillium glaucum* gegenüber diesen Metallgiften, insonderheit dem Kupfer, zu gewinnen.

Methodisches.

Meine Untersuchungen über das Wachsthum der obigen vier Schimmelpilze erstreckten sich auf folgende Metallsalze:

1. $CuSO_4$,
   $Na_2Cu(C_4O_6H_2)$ als Parallelversuch!
2. $ZnSO_4$,
3. $NiSO_4$,

denen ich bei weiteren Versuchen mit *Penicillium glaucum* noch folgende acht Salze anschloss:

$MnSO_4$	Tl_2SO_4
$Fe_2(SO_4)_3$	$Pb(NO_3)_2$
$CdSO_4$	$HgCy_2$
$CoSO_4$	$HgCl_2$

Wie ersichtlich, wählte ich der Einheitlichkeit wegen im allgemeinen die schwefelsauren Verbindungen der Metalle. Die

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 1. Aufl., Bd. II, § 98.

weinsaure Verbindung des Kupfers, welche als Complexverbindung mit weinsaurem Natrium in weinsaurer Lösung verwendet wurde, wählte ich als Parallelversuch zur Wirkung des Kupfers als solchem; ebenso liessen chemisch-physikalische Gründe die Wahl des Quecksilbercyanides neben dem Chloride erwünscht erscheinen.

Dass das Blei nicht in seiner schwefelsauren Verbindung, sondern als Nitrat zur Verwendung kam, hat in der nahezu völligen Unlöslichkeit der ersteren seinen natürlichen Grund.

Bei der Anordnung meiner Versuche standen mir nun zwei Wege offen: Die mikroskopische Beobachtung, wie sie Clark und Stevens[1]) wählten, und die makroskopische. Da es aber in dem ersten Theile meiner Versuche nur darauf ankam, die Grenzconcentrationen für die Entwickelung auf dem betreffenden Metallgift, also die Wachsthumsgrenzen ohne eingehende Berücksichtigung der Todesgrenzen festzustellen, so genügte einmal die makroskopische Methode; für den Hauptzweck derselben aber, für die Erledigung der Accommodationsfrage, war sie geboten. Denn zum Beweise der Anpassungsfähigkeit war es in der Hauptsache nöthig, die Sporen der auf solchen Gift-Nährböden kultivirten Pilze zu verwenden; mithin musste bei den jeweiligen Versuchen die Fructificationsperiode stets erreicht werden. Mit Berücksichtigung dieser Nothwendigkeit wurden somit meine gesammten Versuche makroskopisch in Flaschenkulturen angestellt.

Herstellung der Kulturen.

Bei der Herstellung der die Metallsalze enthaltenden Nährlösungen kam es naturgemäss darauf an, vergleichbare Concentrationen zu schaffen. Die völlige Identität des Nährstoffgehaltes aber vorausgesetzt, konnten solche analogen Concentrationen nach chemisch-physikalischen Gesetzen nicht durch Lösungen von gleichem Gehalt an Gewichtsprocenten, sondern nur durch äquimolekulare Lösungen erreicht werden.

Allerdings ist, wenn durch diese Methode eine correcte Vergleichung der entwickelungshemmenden Wirkung der Metallsalze als Gifte auch ermöglicht wird, der Factor des osmotischen Einflusses nicht berücksichtigt; jedoch ist derselbe bei den schwachen Concentrationen der Lösungen, welche zur Feststellung der Ent-

1) siehe p. 205.

wickelungsgrenzen gewöhnlicher Pilzsporen zunächst in der Mehrzahl in Frage kamen, völlig ohne Belang. Bei stärkeren Concentrationen wird der osmotische Druck allerdings die Entwickelung auf der Giftlösung zwar nicht relativ im Sinne des Giftes, so doch zeitlich beeinflussen. Im späteren Verlaufe meiner Arbeiten habe ich daher an unbedingt erforderlicher Stelle durch einen entsprechenden Zusatz eines indifferenten Stoffes bei geringeren Giftconcentrationen diesem retardirenden Einflusse Rechnung getragen.

Da ich nun wegen der bis zur Fructificationsperiode gehenden Entwickelung der Pilze naturgemäss mit Nährlösungen arbeiten musste, so möchte ich gleich an dieser Stelle bemerken, dass in meiner Darlegung unter dem Ausdruck „Kupfer-, Nickelsulfatlösung“ u. s. f. insonderheit stets eine Nährlösung von dem entsprechend angegebenen Gehalt an Metallgift verstanden ist.

Nährlösung.

Bei der Herstellung der Nährlösung war es neben den oben erwähnten Forderungen für die Erledigung der gestellten Fragen unbedingt von Werth, den zur Verwendung kommenden Pilzen möglichst günstige Ernährungsbedingungen zu bieten; andererseits aber musste Einheitlichkeit und Gleichheit hinsichtlich des Nährmediums, der Temperatur und des Lichtes herrschen. In Berücksichtigung dieser Punkte und der chemischen Forderungen wählte ich eine Nährlösung von folgender Zusammensetzung, welche somit bei allen meinen Versuchen zur Verwendung kam und für sämmtliche Resultate maassgebend ist:

Rohrzucker	40,0	g
Pepton	5,0	„
Monokaliumphosphat	1,035	„
Kaliumnitrat	0,13	„
Magnesiumsulfat	0,16	„

Diese Salze waren in soviel destillirtem Wasser gelöst, dass die Gesammtmenge 1000 ccm betrug.

Ich möchte gleich hier erwähnen, dass ich diese Nährlösung aus praktischen Gründen stets in doppelter Stärke herstellte, d. h. so, dass in 1000 ccm die einzelnen Stoffe (Zucker, Pepton und Mineralsalze) in der doppelten Menge, als oben angegeben ist, gelöst wurden, sodass beim Gebrauch stets das gleiche Quantum destillirten Wassers hinzugefügt werden musste.

Diese Verdoppelung des Gehaltes an Nährstoffen geschah deswegen, weil es vortheilhafter, oft sogar aus chemischen Rücksichten unerlässlich war, das betreffende Metallgift für sich allein unter Erwärmen in destillirtem Wasser zu lösen und diese Lösung nach dem Erkalten mit der Nährlösung zu vereinigen.

Die concentrirte Nährlösung wurde in sterilisirtem Zustande vorräthig gehalten.

Die Metallgift enthaltenden Nährlösungen.

Zu sämmtlichen Versuchen wählte ich Erlenmeyer'sche Kochflaschen von etwa 125 ccm Inhalt. Diese wurden vor dem jedesmaligen Gebrauche mit Salzsäure gut gereinigt, um etwa an der inneren Glaswandung anhaftende, vom vorhergehenden Versuche zurückgebliebene Spuren von Metalloxyden völlig zu entfernen, und dann mit destillirtem Wasser sorgfältig nachgespült; die so gereinigten Gefässe wurden endlich mit gut schliessenden Wattestopfen versehen und darauf bei 100° C. sterilisirt.

Bei der Anstellung der Versuche wurden nun der Controlle wegen stets mindestens je zwei Parallelkulturen angesetzt, und zwar wurden diese sämmtlich so hergestellt, dass jede der beiden Flaschen mit je 20 ccm Metallgift enthaltender Nährflüssigkeit beschickt wurde. Zur Herstellung derselben wurde die dieser Gesammtflüssigkeitsmenge von 40 ccm entsprechende Menge des krystallisirten Metallsalzes in Grammmolekülen abgewogen, für sich in destillirtem Wasser — eventuell unter Erwärmen — gelöst, diese Lösung im Messcylinder durch Zusatz von destillirtem Wasser auf 20 ccm aufgefüllt und nach dem Erkalten mit 20 ccm der concentrirten Nährlösung vermischt. Diese Metallgift enthaltende Nährlösung wurde nunmehr auf zwei sterilisirte Flaschen gleichmässig zu je 20 ccm vertheilt, und dieselben mit einer entsprechenden Marke an der Aussenwand versehen, welche die Standhöhe zur Zeit der Impfung angab.

Diese Art der Herstellung der Gesammtlösung für je zwei Parallelkulturen wählte ich einmal aus praktischen Rücksichten, dann aber vor allem, um in diesen Parallelkulturen in jeder Beziehung völlig gleiche Bedingungen zu erzielen.

Da beim Erwärmen der Metallgift enthaltenden Nährlösungen durch chemische Einwirkungen theilweise Fällungen auftraten, so nahm ich das Sterilisiren erforderlichen Falles getrennt vor, indem

die 20 ccm der wässerigen Metallsalzlösung für sich sterilisirt und nach dem Erkalten mit der entsprechenden Vorsicht mit den 20 ccm der sterilen, concentrirten Nährlösung vermischt wurden.

Die bei den stark verdünnten Lösungen des Quecksilberchlorides dennoch in Folge der Nährsalze auftretenden Fällungen konnte ich durch ganz geringe Zusätze von sehr verdünnter Salzsäure wieder in Lösung bringen.

Impfung.

Die in der beschriebenen Weise hergestellten Nährmedien wurden nun mittelst einer sterilen Platinnadel so geimpft, dass mit einer Platinöse eine grössere Menge von Sporen übertragen wurde. Da beim Vergleichen die Menge der jedesmal geimpften Sporen bei lediglich makroskopischer Beobachtung insoweit einen Einfluss auf die Beurtheilung der Entwickelung hat, als beispielsweise 100 Sporen sich — ceteris paribus — schneller zu einer Decke entwickeln werden als etwa 10 derselben, so hielt ich es für angezeigt, stets eine grössere Menge zu übertragen. Wenn dadurch auch ebensowenig eine völlige Gleichheit erreicht werden konnte, so wurde der relative Unterschied in der Menge bei einer grösseren Anzahl von Sporen dennoch erheblich herabgemindert und damit eine vergleichende Beurtheilung möglich.

Die so geimpften Kulturen wurden alsdann der Einheitlichkeit wegen ausnahmslos dauernd im Dunkelschrank in einem Zimmer mit constanten Temperaturen[1]) bei einer Temperatur von 26° bis 28° C. gehalten.

Erklärung der Tabellen.

Nach dieser Beschreibung meiner Versuchsanordnungen möchte ich zur leichteren Uebersicht ein Beispiel des von mir für sämmtliche Tabellen angewendeten Schemas geben (siehe folg. Seite).

In dieser Tabelle giebt die Verticalreihe I den abgerundeten Gehalt in Procenten und zwar a) an reinem Metalle, b) an krystallisirtem Salze an; in der Verticalreihe II bezeichnet die Zahl jeweilig die Anzahl der Liter, in welchen ein Grammmolekül des Salzes gelöst ist, sodass im Verlaufe der Arbeit der Kürze halber

1) Pfeffer, Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1895, p. 49.

Penicillium glaucum.

$NiSO_4$. Mol.-Gew. = 154,7. + 6 H_2O. Mol.-Gew. = 262,7.

Procentgehalt Ni	Procentgehalt $NiSO_4 + 6 H_2O$	Anzahl d. Lit., in denen 1 Gr.-Mol. gelöst ist	Pilzsporen von	Sichtbare Keimung	Decke	Fructification
0,03	0,13	200	Reinkultur	nach 4 Tagen	nach 8 Tagen	nach 21 Tagen
0,3	1,3	20	Reinkultur	„ 21 „	„ 2 Monat	nach 2 ½ Monat
0,6	2,62	10	Reinkultur	nach 2 Monat	„ 4 „	„ 6 „
1,2	5,25	5	Reinkultur	0	—	—
a)	b)					
I		II	III	IV	V	VI

mit dem Ausdruck „Concentration von 5 etc. Litern“ stets eine Nährlösung gemeint ist, welche in 5 etc. Litern ein Grammmolekül des Salzes gelöst enthält. Die Verticalreihe III giebt an, woher die zur Impfung gelangten Sporen stammten, d. h. ob der Pilz, dessen Sporen verwendet wurden, auf einer Reinkultur oder auf einer bereits Metallgift enthaltenden Nährflüssigkeit, deren Concentration dann hier in Litern angegeben ist, kultivirt war. Die Daten der drei letzten Verticalreihen bedürfen einer weiteren Erklärung nur insoweit, als dieselben als Durchschnittswerthe aufgefasst werden müssen; eine 0 bezeichnet hier stets, dass eine Entwickelung überhaupt nicht mehr stattfand.

Nach diesen Erläuterungen über die Art und Anordnung meiner Versuche bin ich nun in der Lage, zur Behandlung derselben selbst überzugehen und an der Hand der aufgestellten Tabellen die Resultate meiner Beobachtungen in Beantwortung der eingangs aufgestellten Fragen mitzutheilen.

I. Welches sind die Concentrationsgrenzen der in Frage kommenden Metallsalze für die Entwickelung der vier Schimmelpilze?

Bei solchen Versuchen, wie die vorliegenden, darf man nicht vergessen, dass bei einer Bestimmung der Wachsthumsgrenzen die Resultate nur Annäherungswerthe sein können. Der natürliche Grund liegt darin, dass man in der physiologischen Botanik nicht, wie etwa in der Chemie oder Physik, mit genau berechenbaren und bestimmbaren Factoren arbeitet, sondern es vielmehr mit einem

lebenden Organismus zu thun hat, dessen Lebensfunctionen von vielen Zufälligkeiten abhängig sind. Auch wenn, wie im vorliegenden Falle, nach Möglichkeit die grösste Sorgfalt auf die Herstellung gleicher äusserer Lebensbedingungen verwendet worden ist, so werden dennoch grössere oder kleinere Schwankungen in der Entwickelung und dem Wachsthum des Pilzes unausbleiblich sein; ein Umstand, welcher u. a. schon in der oben erwähnten Art der Impfung eine Erklärung findet.

Aus eben diesen Gründen können auch die von mir gefundenen Werthe für die Wachsthumsgrenzen in gewissem Sinne nur für diese bestimmten vorliegenden Verhältnisse Anspruch auf Richtigkeit machen; sie können also in gewissem Sinne nur bedingte Resultate darstellen. Denn jede Veränderung der äusseren Bedingungen — der Nährstoffe, der Temperatur oder dergl. — könnten geeignet sein, zu Abweichungen Veranlassung zu geben.

Ferner ist es bekannt, dass die Sporen der Bakterien[1]) in der Regel resistenter gegen Gifte oder sonstige schädliche Einflüsse, wie ultra-maximale oder -minimale Temperaturen und dergl., sind. Somit werden, abgesehen von jenen äusseren Bedingungen, die Resultate noch von dem augenblicklichen Zustande des Organismus, der diesen Einwirkungen ausgesetzt ist, abhängig sein; es wird also darauf ankommen, ob der Pilz sich in der Vegetationsruhe, im Zustande der Keimentwickelung, also des Erwachens aus jener, oder der Weiterentwickelung, also des Wachsthums, befindet. In diesem Sinne habe ich allerdings auch einige Versuche mit den Hyphen der Pilze nebenher angestellt; immerhin aber kam es mir darauf an, die Wachsthumsgrenzen der Schimmelpilze unter den obwaltenden Umständen im allgemeinen und nicht vergleichend diejenigen für die einzelnen Stadien festzustellen. Da die Spore die wesentlich resistentere Form ist, so kam sie, wie bereits erwähnt, zur Verwendung, und es verstehen sich daher in sämmtlichen Tabellen die Resultate lediglich für Sporenimpfung.

Nach den Erfahrungen an *Mucor*, *Aspergillus* und *Botrytis* zeigte sich *Penicillium* aussergewöhnlich resistent gegen den Einfluss von Metallgiften, insonderheit des Kupfervitriols[2]), das sich sonst den Pflanzen gegenüber als ein starkes Gift erweist[3]). Da sich in Folge

---

1) Flügge, Mikroorganismen, III. Aufl., Bd. I, p. 451.

2) Loew, Giftwirkungen, p. 36.

3) Nägeli, Oligodynam. Erscheinungen in lebenden Zellen, 1893.

dessen die Versuche mit diesem Pilze sehr viel weiter ausdehnen liessen und im Sinne der Arbeit erfolgreicher gestalteten, so werde ich bis auf einige nothwendige Andeutungen über diese Erfolge mit *Penicillium* die gesammten Resultate der übrigen drei Pilze vorweg behandeln.

Zunächst kam es darauf an, die Wachsthumsgrenzen für einen Pilz festzustellen, welcher an das betreffende Gift in keiner Weise gewöhnt war; dementsprechend wurden also zuerst Sporen von giftfreien Reinkulturen zur Impfung verwendet.

Bei meinen diesbezüglichen Versuchen, die sich zunächst nur auf Salze der drei Metalle: Kupfer, Zink und Nickel, erstreckten, stellte sich nun als gemeinsam für sämmtliche vier Schimmelpilze — also mit Einschluss des *Penicillium* — nur die u. a. durch die Arbeit von Richards[1]) bekannte Thatsache heraus, dass kleine Mengen jener Metallgifte eine Wachsthumsvermehrung veranlassten, eine geringe Zunahme derselben aber schon hemmend wirkte. Denn ein nur mässiges Uebersteigen der Concentration, welche den Beschleunigungsreiz ausübte, liess bald — wenn auch nicht bei *Penicillium*, der sich, wie gesagt, als sehr resistent erwies, so doch bei den anderen — durch die Zeitunterschiede eine deutliche Entwickelungshemmung, und eine nur geringe weitere Erhöhung des Metallzusatzes ein völliges Ausbleiben des Wachsthums erkennen.

Die folgende Tabelle, welche einen Auszug aus den im Anhang gegebenen ausführlichen Tabellen der Tab. I darstellt, giebt zum leichteren Vergleich der Resistenz dieser drei Schimmelpilze die Grenzwerthe der Concentrationen für die Möglichkeit der Entwickelung und Fructification.

	Mucor mucedo		*Aspergillus niger*		*Botrytis cinerea*	
1 Gramm-molekül gelöst	Entwickelung	Fructification	Entwickelung	Fructification	Entwickelung	Fructification
$CuSO_4$	in 2000 l	in 20000 l	in 2000 l	in 2000 l	in 2000 l	in 2000 l
$Cu(C_4O_6H_4)$	„ 200 „	„ 1000 „	„ 10 „	„ 10 „	„ 10 „	„ 10 „
$ZnSO_4$	„ 2000 „	„ 20000 „	„ 200 „	„ 200 „	„ 200 „	„ 200 „
$NiSO_4$	„ 2000 „	„ 20000 „	„ 2000 „	„ 2000 „	„ 2000 „	„ 2000 „

Abgesehen von der relativ geringen Resistenz des *Mucor* im allgemeinen, die bei einer näheren Betrachtung der eingehenderen

1) Richards, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXX, 1897: „Ueber die Beeinflussung durch chem. Reize."

Tabellen durch die Zeitunterschiede — da die retardirende Nebenwirkung des osmotischen Druckes bei solchen Verdünnungen belanglos ist — noch deutlicher erkennbar wird, kennzeichnet sich dieselbe den andern beiden Pilzen gegenüber ganz erheblich in dem Unterschiede der Concentrationsgrenzen für die Fructification. Nach den Resultaten der eingehenderen Tabellen der Tab. I konnte die Keimung der Sporen der drei Pilze sowie ihre Entwickelung zu einer Decke beziehungsweise einer Insel — abgesehen von dem Verhalten des *Aspergillus* gegenüber dem Zinksulfat — bei einer Concentration von 20 000 Litern im allgemeinen als normal bezeichnet werden; die Zeiträume hingegen, welche bis zur Fructification gebraucht wurden, lassen schon bei dieser schwachen Concentration auf einen hemmenden Einfluss der Metallgifte für den Organismus der Pilze schliessen. Es schien in dieser Concentration der Uebergang von einer vortheilhaften zu einer nachtheiligen Beeinflussung durch chemische Agentien zu liegen. Denn schon die nächste Erhöhung derselben um das Zehnfache liess ihre ausgesprochen hemmende Wirkung erkennen, welche bei dem empfindlichsten der drei Pilze, dem *Mucor*, schon ein völliges Ausbleiben der Fructification zur Folge hatte. Eine weitere Verdoppelung des Metallsalzgehaltes, also eine Concentration von 1000 Litern, machte dann schon jede Entwickelung auf diesen Giftmedien — wenigstens für *Mucor* — unmöglich, während diese Grenze für die beiden anderen etwas höher lag.

Ausser für *Mucor* fiel diese entwickelungshemmende Concentrationsgrenze mit der letalen nicht zusammen, da diese Sporen nach wochenlanger Incubation in dem Giftmedium dennoch bei vorsichtiger Uebertragung in giftfreie Nährlösung mit wenigen Ausnahmen die erhaltene Entwickelungsfähigkeit zeigten.

Es erübrigt nun noch, bevor ich zur Betrachtung der Versuche mit dem weinsauren Kupferoxydnatrium übergehe, auf die auffallend grössere Resistenz des *Aspergillus niger* gegenüber dem Zinksulfate hinzuweisen, eine Beobachtung, über welche bereits Raulin[1]) einige Angaben macht.

Eine Concentration von 2000 Litern, welche bei *Botrytis* schon eine zeitlich deutliche Hemmung in allen drei Phasen, bei *Mucor* aber bereits das gänzliche Ausbleiben der Fructification verursacht, schien bei *Aspergillus niger* ein absolut normales, hinsichtlich der

1) Raulin, Annal. des sciences natur. 1896, sér. V, Botanique 11, p. 93.

Hyphenstärke fast günstiges Wachsthum zu bewirken. Auch bei der zehnfach stärkeren Concentration ist der analoge Unterschied dem *Botrytis* gegenüber noch deutlich erkennbar.

Anschliessend an die immerhin geringe Resistenz dieser drei Schimmelpilze gegenüber der Einwirkung dieser drei Metallsalze habe ich entsprechende Versuche mit einer solchen Verbindung gemacht, in welcher das Kupfer nicht als solches allein, sondern als Complex auftritt; und zwar eignete sich dazu besonders das weinsaure Kupferoxydnatrium. Die Lösungen wurden auf die Weise hergestellt, dass analog dem angegebenen Verfahren die entsprechende Menge des in Wasser wenig löslichen weinsauren Kupferoxydes unter Zusatz von Natronlauge gelöst, und nach der Vereinigung mit der Nährlösung die Gesammtmenge mittelst Weinsäure schwach angesäuert wurde.

Interessant war nun die Beobachtung, welche in der Arbeit von Paul & Krönig[1]) eingehende Berücksichtigung findet, dass auch gegenüber allen drei Schimmelpilzen — wie das auch relativ bei *Penicillium glaucum* hervortritt und dort eingehender erwähnt werden wird — die entwickelungshemmende bezw. tödtliche Giftwirkung des Kupfermetalles, dessen Wirkung besonders einigen höheren Pflanzen gegenüber bekannt ist[2]), in dieser Complexverbindung ganz bedeutend vermindert wird.

Für *Mucor* lag die Grenzconcentration hinsichtlich des Kupfergehaltes um das Fünffache höher als beim $CuSO_4$. *Aspergillus* und *Botrytis*, deren Entwickelung auf einer Kupfersulfatlösung bei etwa 1000 Litern ihre Grenze erreicht hatte, zeigten für die Complexverbindung noch bei 10 Litern ein als absolut normal zu bezeichnendes Wachsthum, welches erst bei 5 Litern gänzlich ausblieb.

Allerdings zeigt sich auch hier dieselbe Abstufung in der Resistenz dieser drei Pilze; immerhin aber sind die Concentrationsgrenzen für die Entwickelung und das Wachsthum, also diejenigen Concentrationen, welche das Wachsthum verhindern, doch ganz erheblich hinaufgerückt.

Nebenbei sei hier bemerkt, dass bei diesen letzten Versuchen mit *Aspergillus* die Beobachtung von Wehmer[3]) über die Bildung

1) Paul & Krönig, l. c.

2) Nach Nägeli, Oligodynam. Erscheinungen in lebend. Zellen, 1893, tödtete noch ein Theil Kupfer auf 1000 Millionen Theile Wassers einen einzelnen Faden von *Spirogyra*.

3) Wehmer, Botan. Ztg. 1891, p. 233.

von Oxalsäure als Stoffwechselproduct dieses Pilzes in der Abscheidung gut ausgebildeter rhombischer, blauer Krystallnadeln von unlöslichem Kupferoxalat ihre Bestätigung fand.

Nach der Feststellung dieser Wachsthumsgrenzen für die Pilzsporen giftfreier Kulturen musste sich an das Ergebniss die schon erwähnte Frage anschliessen, auf welche ich bei Gelegenheit der Versuche mit *Penicillium* näher eingehen werde, nämlich: ob diese somit dargethane, relativ geringe Resistenz sich durch allmähliche Gewöhnung an das Gift, also durch Accommodation, vergrössern lässt.

Nach Erfahrungen an *Penicillium glaucum*, wo die Wirkung der Accomodation in hohem Maasse bemerkbar wurde, war, wenn auch nicht in demselben Grade, eine Stärkung der Resistenz auch bei diesen andern drei Pilzen allerdings zu erwarten. In der That aber war — wie bei gewöhnlichen Sporen von *Penicillium* schliesslich im Laufe einer sehr langen Incubationszeit von 4 Monaten[1]) eine Accommodation des Individuums selbst bemerkbar wurde — bei jenen einmal die Wirkung dieses Vorganges nicht festzustellen; zum andern ergaben aber meine Versuche trotz mehrfacher Umimpfungen auf demselben Giftmedium so geringe Unterschiede in den Grenzwerthen für die Entwickelung und die Fructification, dass es mir unnöthig erscheint, die näheren Daten anzugeben, sofern sie überhaupt darauf Anspruch machen können, als ausschliessliche Resultate einer Accommodationswirkung zu gelten. Ich glaube mich auf die Mittheilung meiner dabei gewonnenen Vermuthung beschränken zu können, dass auch, wie anzunehmen ist, die Möglichkeit einer Anpassung und damit einer Steigerung der Resistenz für diese drei Schimmelpilze vorzuliegen scheint, dass es aber kaum gelingen wird, die oben gefundenen Maximalwerthe für die Wachsthumsgrenzen um das zehnfache zu erhöhen.

II. Versuche mit *Penicillium glaucum*.

Viel resistenter als die drei vorhergehenden Schimmelpilze hat sich nun *Penicillium* erwiesen. Und zwar scheint gerade die Art *Penicillium „glaucum“* diese Eigenschaft so grosser Resistenz gegen Metallgifte, insonderheit gegen Kupfersalze, zu besitzen. Allerdings habe ich Impfungen mit andern Arten dieser Gattung nicht angestellt;

1) Vergl. p. 221 und die Tabellen der Tab. I.

aus dem Umstande aber, dass die spontane Infection mittelhoch- und hochconcentrirter Kupfersulfat-Nährlösungen, welche ich offen an verschiedenen, geeigneten Orten — sich selbst überlassen — lange Zeit aufgestellt hatte, stets nur die Entwickelung eines *Penicillium* erkennen liess, welcher mit dem *Penicillium glaucum* identisch zu sein schien, — aus diesem immer sich wiederholenden Umstande glaube ich schliessen zu dürfen, dass andere Arten dieser Gattung nicht diese Widerstandsfähigkeit oder wenigstens nicht das Anpassungsvermögen in so hohem Maasse besitzen, welches schliesslich diese Art doch befähigte, auf so hochconcentrirten Lösungen der Metallgifte zu gedeihen.

Wenn ich nun wiederum vorerst im Hinblick auf die Wachsthumsgrenzen eines Pilzes von giftfreier Kultur die Resultate sämmtlicher diesbezüglicher Tabellen der Tab. I kurz zusammenfasse, so muss man hinsichtlich der hemmenden Wirkung der Salze auf die Entwickelung dieses Pilzes die in folgender Tabelle angegebene Reihenfolge aufstellen, in welcher die Zahlen diejenigen Concentrationen angeben, welche als Grenzen noch die Entwickelung und Fructification des Pilzes zuliessen.

1 Grammmolekül	Entwickelung	Fructification
$MnSO_4$	in 0,4 Litern	in 0,4 Litern
$ZnSO_4$	„ 0,75 „	„ 0,75 „
$CuSO_4$	„ 0,75 „	„ 0,75 „
$Fe_2(SO_4)_3$	„ 5 „	„ 5 „
$Pb(NO_3)_2$	„ 5 „	„ 200 „
$NiSO_4$	„ 10 „	„ 10 „
$CdSO_4$	„ 100 „	„ 100 „
$CoSO_4$	„ 100 „	„ 100 „
$HgCy_2$	„ 500 „	„ 500 „
$HgCl_2$	„ 2000 „	„ 2000 „
Tl_2SO_4	„ 2000 „	„ 10000 „

Diese Anordnung der Salze — deren Anzahl ich für die Versuche mit *Penicillium*, wie vorher erwähnt, noch um acht weitere vermehrt habe — nach ihrer entwickelungshemmenden Wirkung gilt, wohl bemerkt, für die Sporen eines Pilzes von giftfreier Kultur, und zwar stimmt dieselbe im wesentlichen mit der von Clark[1]) angegebenen, wenn auch nicht bezüglich der Höhe der Concen-

1) Clark, l. c.

trationen, so doch des Grades der charakteristischen Giftwirkung der Metalle überein.

Wenden wir nun im Anschluss an diese Anordnung der Salze unsere Betrachtung den eingehenderen Tabellen der Tab. I zu, so erscheint:

das Mangansulfat ($MnSO_4$) dem Wachsthum des *Penicillium glaucum* gegenüber in seinem Charakter als Gift im engeren Sinne völlig wirkungslos. Bis zu der Concentration von 5 Litern war das Wachsthum als absolut normal zu bezeichnen; von der Concentration von 2 Litern an war allerdings die Zeit bis zu einer makroskopisch deutlich sichtbaren Keimung eine etwas längere, während mit Ausnahme der gesättigten Lösung von 0,4 Litern die Dauer bis zur Fructification constant blieb. Die Pilzdecken selbst waren, nachdem das Auskeimen einmal begonnen hatte, in kurzer Zeit kräftig und liessen keinerlei benachtheiligende Einwirkungen durch das Salz als Gift erkennen.

Dass der Pilz in seiner Entwickelungsperiode bei so hohen Concentrationen und besonders bei der höchsten, der gesättigten Lösung, eine so gewaltige, zeitliche Hemmung erfährt, kann — wiewohl auch bei diesem im engeren Sinne ungiftigen Salze eine gewisse Zeit zur Anpassung an dies aussergewöhnliche Medium nothwendig sein wird — immerhin wohl der giftigen Wirkung des Metallsalzes allein nicht zugeschrieben werden. Vielmehr darf man nicht vergessen, den mit jeder Concentrationserhöhung steigenden osmotischen Druck in Erwägung zu ziehen, welchen die Pilzsporen zu überwinden gezwungen waren, und der selbst ebenfalls eine gewisse Anpassungszeit erfordert.

Hinsichtlich dieses Momentes ist zu beachten, dass beispielsweise der osmotische Druck einer gesättigten Mangansulfatlösung mindestens, also ohne Berücksichtigung der durch molekulare Dissociation bedingten, nicht unerheblichen Druckerhöhung, demjenigen einer Rohrzuckerlösung von 80—90 %, d. h. etwa 62 Atm. (= 15 % KNO_3-Lösung) entspricht.

Dem Zinksulfat ($ZnSO_4$) kommt erfahrungsgemäss eine sehr starke desinficirende Wirkung zu; um so mehr muss man über die Concentrationen erstaunt sein, auf welcher *Penicillium glaucum* sich zu entwickeln noch im Stande war. Bei der schwachen Lösung von 2000 Litern liess sich die bereits erwähnte Begünstigung des Wachsthums durch chemischen Reiz in einer starken Hyphenentwickelung deutlich erkennen; bei der zehnfach stärkeren Concen-

tration machte sich, wenn auch noch in geringem Grade, eine entwickelungshemmende Einwirkung sowohl in der Zeitdauer als in einer weniger normalen Art und Stärke des Wachsthums bemerkbar. Bei einer weiteren Erhöhung der Concentration blieb dann bis zu einer solchen von 2 Litern die Zeit bis zur Keimung zwar verlängert, aber constant, während die Weiterentwickelung zu einer festen, zusammenhängenden Decke, sowie besonders die Fructificationsperiode zeitlich eine bedeutende, progressive Verzögerung erfuhr, welche in den noch höheren Concentrationen, zumal in Folge der Mitwirkung der osmotischen Drucksteigerung, sich noch ganz gewaltig vergrösserte. Immerhin war das Wachsthum des Pilzes auf diesem Giftmedium dennoch bis zur höchsten Concentration möglich.

In Berücksichtigung jener Thatsache nun, dass hier die Sporen des Pilzes z. Th. nicht sofort, sondern erst nach 4 Wochen, bezw. 2 Monaten auskeimten, sich dann aber bis zur Fructification entwickelten, kann man ohne weiteres die Annahme nicht zurückdrängen, dass, solange das äussere Medium nicht sofort abtödtend in den Organismus eingreift, vor dem Auskeimen eine allmähliche Anpassung der Spore an dasselbe stattfindet. Denn wäre dieses nicht der Fall, wäre nicht eine gewisse, mit jeder Erhöhung des Giftgehaltes wachsende Zeitdauer zu solcher Adaptation erforderlich, und würde diese Zeit hier nicht zur Erlangung dieses Zieles nothwendiger Weise verbraucht, so wäre wohl der Grund dafür nicht einzusehen, dass jene Sporen nicht — wenn überhaupt einmal — sofort zur Auskeimung gelangten, sondern vielmehr erst nach einer so aussergewöhnlich langen Incubationszeit, welche kaum allein in der Ueberwindung des hohen osmotischen Druckes ihre Erklärung finden kann. Nach den in dieser Hinsicht gemachten Erfahrungen haben ja auch Lösungen indifferenter Stoffe, wenn auch zeitlich nicht in demselben Maasse, einen gleichen Effect. Es liegt somit also hier eine Accommodation des Individuums selbst und zwar an das Gift vor, eine Fähigkeit, welche gerade dem *Penicillium glaucum* den andern Schimmelpilzen gegenüber in hohem Maasse eigen zu sein scheint und ihm auf solchen Giftmedien, wo jene — ohne getödtet zu sein — versagten, noch eine Weiterentwickelung ermöglicht.

Diese Beobachtung zieht sich durch sämmtliche Versuche, welche mit Sporen einer giftfreien Kultur auch bezüglich der andern Metallgifte, vor allem mit dem Kupfersulfat, angestellt wurden.

Für die Kulturen auf der Zinksulfatlösung war die intensiv gelbe Färbung der unteren Seite der Hyphendecke charakteristisch, während die Conidien und auch die Sporen schneeweiss blieben.

Wie schon eingangs erwähnt, konnte Trabut[1]) noch auf einer 9% Kupfervitriol ($CuSO_4$) enthaltenden Nährlösung eine Entwickelung und Fructification von *Penicillium glaucum* beobachten, eine Concentration, welche auch Clark[2]) als Wachsthumsgrenze angiebt. In meinen Versuchen, die allerdings unter anderen Ernährungsbedingungen stattfanden, wurden diese Grenzen ganz erheblich übertroffen. Es vergrösserten sich allerdings, analog dem Verhalten des Pilzes gegen das Zinksulfat, wie aus der Tabelle ersichtlich ist, die Zeiträume bis zum Erscheinen einer makroskopisch wahrnehmbaren Keimung, einer Decke und der Fructification besonders in den hohen Concentrationen ganz bedeutend, und machte sich auch hier der entwickelungshemmende Einfluss des Kupfersalzes, der durch Anpassung überwunden werden musste, sowohl dadurch als auch an der schwachen Hyphenentwickelung und dem theilweisen Auftreten krauser, welliger Decken stark bemerkbar. Immerhin aber erreichte der Pilz auch hier, selbst auf einer gesättigten Lösung, wenn auch erst nach 5 Monaten, die Reifeperiode, und zwar traten auf den hohen Concentrationen die Sporenträger wieder in der gewöhnlichen weissgrauen Färbung auf, während dieselbe besonders bei sehr verdünnten Lösungen dieses Salzes eine schwach röthliche war.

Analog den Versuchen mit den vorher behandelten Pilzen habe ich auch mit diesem solche bezüglich seines Verhaltens gegenüber dem Kupfer in der complexen Verbindung des weinsauren Kupferoxydnatriums ($Na_2Cu(C_4O_6H_2)$) angestellt und zwar mit dem gleichen Erfolge. Entsprechend der grossen Resistenz dieses Pilzes gegen das Kupfer erfahren hier bei diesem Doppelsalz die Zeiträume der einzelnen Phasen ganz erhebliche Verkürzungen, besonders in den höchsten Concentrationen, wo ohnedies noch die gewaltige osmotische Druckerhöhung als besonders ungünstiges Moment zu berücksichtigen ist. Eine höhere Grenzconcentration als diejenige von 1 Liter war wegen der dann stattfindenden Abscheidung ven Kupferoxydul nicht erreichbar. Gegenüber diesen Resultaten geht die Resistenz des *Penicillium*

1) l. c.

2) l. c.

glaucum gegen den entwickelungshemmenden Einfluss der andern noch zu behandelnden Metallsalze, welche allerdings ebenso wie die vorhergehenden in sehr geringen Mengen einen das Wachsthum begünstigenden Reiz ausübten, ganz erheblich zurück.

Das schwefelsaure Eisenoxyd ($Fe_2(SO_4)_3$) verhinderte bei einer Concentration von 4 Litern bereits jegliche Entwickelung des Pilzes auch nach wochenlanger Incubation der Sporen; nur bei einer Lösung von 5 Litern war dieselbe noch möglich, doch zeigte sich hier wie schon bei einer solchen von 10 Litern der wachsthumswidrige Einfluss des Salzes in der sehr schwachen und anomalen Weiterentwickelung der Hyphen ausserordentlich deutlich.

Aehnlich waren die Erfolge mit dem salpetersauren Blei ($Pb(NO_3)_2$), wo das Auskeimen der Sporen zwar noch bei einer Concentration von 20 bis zu 5 Litern aufwärts — allerdings erst nach 2—3 Wochen — möglich war, und eine Weiterentwickelung zu kleinen kugeligen, submers wachsenden Hyphengebilden deutlich sichtbar wurde; eine Decke aber und die Sporenbildung kam nur noch bei einer Verdünnung von 200 Litern zu Stande.

Die Entwickelung des Pilzes auf einer Nickelsulfatlösung ($NiSO_4$) glich im allgemeinen bis zu einer Concentration von 20 Litern derjenigen auf dem Kupfersulfat; bei den stärkeren Concentrationen jedoch zeigte das Metallsalz sehr bald, wie aus der Tabelle ersichtlich ist, seinen für das Wachsthum des Pilzes nachtheiligeren Charakter. Allerdings war noch bei einer Concentration von 10 Litern eine Entwickelung bis zur Reife möglich, doch war dieselbe eine ebenso langsame wie kümmerliche; den Einfluss einer Concentration von 5 Litern waren die Pilzsporen, ohne getödtet zu werden, dennoch durch Anpassung an das Gift nicht mehr im Stande, zu überwinden.

Relativ noch weniger resistent erwies sich der Pilz gegenüber den schwefelsauren Salzen des Cadmium und Cobalt ($CdSO_4$ und $CoSO_4$)[1]; und zwar kann ich wegen der Analogie der Resultate meine Wahrnehmungen für beide Salze dahin zusammenfassen, dass die Entwickelung des Pilzes, besonders im ersten Stadium, bei einer Concentration von 200 Litern im allgemeinen noch eine relativ

1) Nach Saussure (Recherch. chimiq. 1804, p. 208) und Boussingault (Agronom. etc. 1868, Bd. IV), p. 300) ist Co für die Pflanzen auch in grosser Menge sehr untergeordnet giftig.

gute zu nennen war. Bei einer Concentration von 100 Litern wuchsen allerdings sowohl die Zeiträume, die zur Anpassung an das Gift gebraucht wurden, als auch die Mangelhaftigkeit der Hyphenbildung schon ganz gewaltig; und bereits mit einer Lösung von 50 Litern — also 0,65 % des krystallisirten Salzes — war die Grenzconcentration, welche also jede Entwickelung auf diesem Medium verhinderte, erreicht.

Wie zu erwarten war, konnte die Widerstandsfähigkeit des Pilzes gegen die Wirkung der beiden als höchst giftig bekannten Quecksilbersalze, des Cyanides und des Chlorides ($HgCy_2$ und $HgCl_2$), hohe Grenzen nicht erreichen. Allerdings war die entwickelungshemmende Wirkung der Cyanverbindung der des Chlorides gegenüber eine gemilderte. Denn während eine Sublimatlösung von 1000 Litern jede Entwickelung auch nach langer Incubation verhinderte[1]), setzte das Cyanid dem Wachsthum des Pilzes erst bei einer Concentration von 200 Litern die Grenze, ein Wirkungsunterschied, der wohl in dem verschiedenen Grade der molekularen Dissociation, auf deren vermuthlichen Einfluss ich noch später zurückkomme, seine Erklärung findet.

Die relativ geringste Resistenz zeigte der Pilz gegenüber dem Thalliumsulfat (Tl_2SO_4), dessen tödtender Wirkung für Algen auch von Loew[2]) gedacht wird. Während auf einer Concentration von 2000 Litern zwar noch eine Entwickelung bis zu schmalen Inselstreifen, die aber die Reifeperiode nicht erreichen konnten, möglich war, wurde eine solche auf einer Lösung von 1000 Litern durch den Einfluss des Giftes auch nach wochenlanger Incubation völlig verhindert.

Bei allen diesen Angaben über die Grenze des Wachsthums unter dem Einfluss der verschiedenen Salze wäre es nicht zutreffend, die jeweils in Frage kommenden Grenzconcentrationen auch zugleich als letale, d. h. diejenigen zu bezeichnen, welche ein Absterben der Sporen bewirken, ein Fall, welchen auch Nägeli[3]) hinsichtlich der Bakterien für Carbol- und Salicylsäure bei der Gährthätigkeit feststellte. Vielmehr hat sich, wie bei den vorhergehenden mit wenigen Ausnahmen, so auch bei *Penicillium glaucum* — mit Ausschluss der Versuche mit Sublimat, das sehr bald die

1) Loew, Giftwirkungen, p. 35 u. 53.

2) Loew, Giftwirkungen, p. 37.

3) Nägeli, Die niederen Pilze, 1877, p. 27, 205 u. s. w.

Sporen tödtete, — durch entsprechendes vorsichtiges Ueberimpfen auf giftfreie Nährlösung die im Falle einer Nichtentwickelung auf der Giftlösung dennoch erhaltene Keimfähigkeit der Sporen fast überall nachweisen lassen. Es lag somit also im allgemeinen bei den gefundenen Concentrationsgrenzen für das Wachsthum der Pilze zunächst nur eine entwickelungshemmende Wirkung der Gifte vor. Ob diese in entsprechender Concentration bezw. nach entsprechender Einwirkungsdauer schliesslich, wie allerdings anzunehmen wäre, in eine tödtende übergeht, und wie hoch diese Concentrationsgrenzen liegen, diese Frage genauer zu untersuchen, lag ausserhalb des Rahmens meiner Arbeit.

Ich möchte nur noch beifügen, dass gegenüber der resistenten Dauerform, der Spore, in einigen Parallelkulturen, welche ich zu diesem Zwecke mit den Hyphen von *Penicillium glaucum* in analoger Weise auf Kupfersulfatlösungen anstellte, diese letzteren sich als ungleich empfindlicher erwiesen [1]).

Im Rückblick auf diese gesammten Erfolge mit *Penicillium glaucum* muss man zusammenfassend zu dem Urtheil gelangen, dass dieser Schimmelpilz sich zwar gegenüber dem Thalliumsulfat und den beiden Quecksilbersalzen nach den gemachten Erfahrungen im Verhältniss zu anderen pflanzlichen Organismen bezüglich seiner Resistenz nicht erheblich auszeichnet, wohl aber den übrigen Metallgiften gegenüber. Insonderheit ist die ganz aussergewöhnliche Widerstandsfähigkeit gegen das Zink- und das Kupfersulfat, auf deren gesättigten Lösungen die Sporen sogar im Stande waren, sich zu entwickeln, auffallend.

Unschwer knüpft sich daran — besonders in Anlehnung an die Versuche mit den beiden Quecksilber- und Kupfersalzen — die Frage nach der Ursache dieser Verschiedenheit der Wirkung der Salze bei gleichem Metallgehalt auf das Leben des pflanzlichen Organismus. Bei der Beantwortung dieser Frage kann man, gestützt auf die vorliegenden Arbeiten von Clark, Stevens und Paul & Krönig [2]) wohl geneigt sein, auch für meine Resultate die Erfahrungen über die elektrolytische Dissociation der Moleküle und ihre physiologische Bedeutung erklärend heranzuziehen.

Wie bekannt, erleiden die Metallsalze besonders in wässeriger Lösung eine theilweise Spaltung ihrer Moleküle, d. h. elektrolytische

1) Vergl. p. 213.

2) l. c.

Dissociation; und zwar steigt diese mit der Zunahme der Verdünnung, sodass in unendlicher Verdünnung völlige Dissociation herrscht. In Folge dieses chemisch-physikalischen Vorganges wird die physiologische Wirkung eines solchen Metallsalzes in wässeriger Lösung nicht eine einheitliche sein; vielmehr wird sie neben der der geschlossenen noch von derjenigen der dissociirten Moleküle, also der Ione — des Metall- und des Säure-Ion — und zwar je nach dem Grade der Dissociation von der Anzahl dieser activen Ione abhängig sein.

Mit Ausschluss des Bleisalzes, der Quecksilber- und des weinsauren Kupfersalzes habe ich nur die schwefelsauren Verbindungen der Metalle in die Versuche hineingezogen. Da stets molekulare Lösungen zur Verwendung kamen, so ist das Anion in den entsprechenden Parallelversuchen qualitativ stets das gleiche.

Das Mangansulfat erschien aber, wie ja auch von den Sulfaten der Alkaligruppe bekannt ist, für die Entwickelung des *Penicillium* den andern Metallsalzen gegenüber als Gift nahezu wirkungslos. Demnach musste, da die Wirkung des Säureions sich qualitativ deckte, bezüglich der andern Salze entweder dem Metall-Ion oder aber dem nicht dissociirten Theile der Sulfate in seiner specifischen Eigenschaft als Gift jeweils der alleinige, oder schliesslich dem activen Metall-Ion eine betheiligte Wirkung zugeschrieben werden.

Ist nun in der That die physiologische Giftwirkung eines Metallsalzes von derjenigen des Metall-Ion und damit von der Dissociation abhängig, so erklärt sich daraus auch unschwer die grössere entwickelungshemmende Eigenschaft des Kupfersulfates gegenüber der weinsauren Complexverbindung, wie auch des Quecksilberchlorides gegenüber dem Cyanid. Bei dem ersteren stehen sich Kupfer- und Kupfer-Natrium-Ion bei gleichem Kupfergehalt, bei den andern beiden — in Folge grösserer Dissociation des Chlorides — gleichartige active Ionen bei ungleicher Anzahl gegenüber.

Nachdem so durch die Versuche mit den Sporen eines nicht an die betreffenden Gifte gewöhnten Pilzes die Wachsthumsgrenzen festgelegt waren, konnte der Frage der Accommodation, zu deren eingehenderen Behandlung sich im Gegensatze zu den drei ersten Schimmelpilzen *Penicillium glaucum* in Folge seiner grossen Widerstandsfähigkeit ganz besonders eignete, näher getreten werden.

Ist *Penicillium glaucum* anpassungsfähig? Welches sind die Wirkungen der Accommodation?

Die Accommodation lebender Organismen an gewisse äussere Bedingungen und Verhältnisse, welche dem Bedürfniss ihrer Natur im allgemeinen nicht entsprechen, ja oft sogar zuwiderlaufen, bezüglich der Temperatur, des Lichtes, der Nahrung oder der Anwesenheit solcher Stoffe, welche man wegen ihrer dem Leben und der Entwickelung entgegenwirkenden Eigenschaften als „Gifte“ bezeichnet, ist eine bekannte Erscheinung. Allmähliche Gewöhnung an solche anomalen Umstände und Stoffe mit stufenweiser Steigerung bewirken erfahrungsgemäss nach und nach oft einen solchen Zustand und Grad des Angepasstseins in den Lebensfunctionen des betreffenden Organismus, dass eine plötzliche Aufhebung bezw. Entfernung dieser im Grunde zwar anomalen Verhältnisse dennoch die Weiterentwickelung desselben nicht nur nicht begünstigen, sondern oftmals — wenigstens eine Zeit lang — nachtheilig beeinflussen kann.

Treffende Beispiele hierfür bieten unter anderen die sog. Arsenikesser, Morphinisten, Cocaïnisten[1]); denn während unter anderem schon 0,1 g arseniger Säure genügt, einen Menschen unter normalen Bedingungen zu tödten, kann bei allmählicher Gewöhnung die vierfache Dosis ohne Schaden ertragen werden[2]), eine plötzliche Entziehung aber wird, wie bekannt, zumeist eine wenigstens eine Zeit lang andauernde Benachtheiligung des betreffenden Individuums zur Folge haben.

Beim Studium der Entwickelungsgeschichte der organischen Welt kommt man überall auf dieses wichtige Moment der Anpassung zurück, indem sie für die Wandlung ganzer Arten bedeutungsvoll geworden ist.

Dahingehende Versuche sind sowohl im Thier- wie im Pflanzenreiche in mannigfacher und zahlreicher Weise angestellt worden. Aus diesem letzteren Gebiete möchte ich unter anderen der Versuche gedenken, welche in diesem Sinne mit niederen Pilzen und Bakterien von Eréra[3]), Kossiakoff[4]), Trambusti[5]),

1) Loew, Giftwirkungen.

2) ebenda, p. 20.

3) Eréra, Referat i. d. Botan. Zeitung No. XI (Juni 1899), p. 169.

4) Kossiakoff, „De la propriété que possèdent les microbes de s'accomoder aux milieux antiseptiques“. Annal. d. l'instit. Pasteur, 1° ann. Octobre 1887.

5) Trambusti, „Contributio sperimentale alle legge dell adattamento dei microorganismi sui mezzi antisettizi“. Lo Sperimentale XLVI, 1892.

Galeotti[1]) und Dieudonné[2]) und zwar sämmtlich mit dem gleichen Erfolge der Erhöhung der Resistenz durch Accommodation gemacht worden sind.

In wie geringem Maasse dennoch diese Wirkung bei den vorerwähnten drei Schimmelpilzen trotz einer allmählichen, in stufenweiser Generationsfolge vorgenommenen Gewöhnung sich äusserte, wurde oben[3]) bereits gesagt. Nach den Erfahrungen über die resistente Entwickelungsfähigkeit eines *Penicillium glaucum* auf einzelnen Metallgiftlösungen und das damit zusammenhängende, bereits grosse directe Anpassungsvermögen der Sporen einer giftfreien Kultur war aber bei einer Gewöhnung mehrere Generationen hindurch ein im Sinne der Arbeit sehr günstiges Resultat zu erwarten. Allerdings konnte die der Resistenz und Entwickelungsfähigkeit günstige Wirkung solcher Accommodation nicht für alle Metallgifte lediglich durch eine Erweiterung der Wachsthumsgrenzen, also durch eine Erhöhung der entsprechenden Grenzconcentrationen sich kenntlich machen, da u. a. bei dem Zink- und Kupfersulfat die höchstmögliche Concentration bereits in den Versuchen mit einem Pilz von giftfreier Kultur erreicht worden war. Dennoch aber konnte sie sich in einer wesentlichen Verkürzung der Zeiträume und einem entsprechend besseren Wachsthum äussern, wie dies auch in der That der Fall war.

Bei der Ausführung dieser Accommodationsversuche war, um das Optimum der Resistenz und Entwickelungsfähigkeit auf solchen Giften zu erreichen, der gegebene Weg derjenige, die Concentrationen von Generation zu Generation stufenweise zu erhöhen. Das geschah so, dass die Sporen eines Pilzes, der auf einer schwachen Metallgiftlösung gewachsen war, jeweils auf eine entsprechend höhere Concentration geimpft und die Sporen dieser neuen Kultur wiederum auf die nächst höhere Concentration übertragen wurden.

Die für die Resultate dieser Versuche aufgestellten Tabellen entsprechen in der Anlage im wesentlichen denjenigen des ersten Theiles; sie unterscheiden sich nur dadurch, dass einmal die An-

---

1) Galeotti, „Richerche biologiche sopra alcuni bacteri cromogeni". Lo Sperimentale XLVII, 1892.

2) Dieudonne, „Beiträge z. Kenntniss der Anpassungsfähigkeit der Bakterien an ursprünglich ungünst. Temperaturverhältnisse". Arb. aus d. Kais. Ges.-Amt Bd. IX, I. Heft, Berlin 1893.

3) Vergl. p. 217.

gaben des Procentgehaltes an reinem Metalle und krystallisirtem Salze fortgelassen sind, zum anderen diejenige Columne, welche angiebt, von welcher Kultur die geimpften Sporen stammen, einige Erweiterungen erfahren hat. Da hier nicht, wie in den dortigen Versuchen, lediglich Sporen von giftfreier Reinkultur zur Verwendung kamen, so finden sich der oben angegebenen Methode der Impfung entsprechend in der fraglichen Verticalreihe eine oder mehrere Zahlen, welche in absteigender Reihenfolge in Litern die Stärke der Lösungen angeben, auf denen die früheren Generationen nacheinander in aufsteigender Reihenfolge, also mit steigender Concentration, erwachsen sind.

Analog der Anordnung des vorhergehenden Theiles gebe ich vorweg wiederum eine kurze Tabelle, welche parallel zu jener[1]) die durch Accommodation erzielte Erweiterung der Grenzwerthe für die Möglichkeit der Entwickelung und Fructification des Pilzes und eine damit zusammenhängende Verschiebung in der Reihenfolge der Metallsalze hinsichtlich des Grades ihres entwickelungshemmenden Charakters erkennen lässt.

1 Grammmolekül	Entwickelung	Fructification
$MnSO_4$	in 0,4 Litern	in 0,4 Litern
$ZnSO_4$	„ 0,75 „	„ 0,75 „
$CuSO_4$	„ 0,75 „	„ 0,75 „
$NiSO_4$	„ 1 „	„ 2 „
$Fe_2(SO_4)_3$	„ 5 „	„ 5 „
$CdSO_4$	„ 10 „	„ 50 „
$CoSO_4$	„ 50 „	„ 50 „
$HgCy_2$	„ 50 „	„ 50 „
$Pb(NO_3)_2$	„ 5 „	„ 200 „
Tl_2SO_4	„ 1000 „	„ 1000 „
$HgCl_2$	„ 2000 „	„ 2000 „

Bei den ersten 3 Salzen konnte, wie bereits erwähnt, eine absolut höhere Wachsthumsgrenze nicht erreicht werden; anders ist es für die folgenden bei einem Vergleich mit jener Tabelle[1]). Das Nickelsulfat rückt vor das Eisensalz, während das Bleinitrat hinter dem zur Accommodation für den Pilz scheinbar geeigneteren Quecksilbercyanid seinen Platz findet; auch das Thalliumsulfat erlaubt im Gegensatze zu dem in der vorigen Tabelle relativ

1) Siehe p. 218.

weniger giftig erscheinenden Quecksilberchlorid eine bessere Anpassung.

Bei näherer Betrachtung der eingehenderen Tabellen der Tab. II werden sich nun folgende Resultate ergeben:

Zunächst machte sich bei den Versuchen mit den ersten 3 Salzen die grosse Aceommodationsfähigkeit des Pilzes an das Gift und ihre Wirkung mit Berücksichtigung der osmotischen Verhältnisse dennoch in einer erheblichen Verkürzung der Zeiträume für alle drei gegebenen Phasen und ein sehr viel kräftigeres Wachsthum der Hyphen deutlich erkennbar.

Das Mangansulfat ($MnSO_4$) hatte sich gemäss der Versuche mit Sporen einer giftfreien Reinkultur für die Entwickelung derselben in seiner Giftwirkung im engeren Sinne als völlig unschädlich erwiesen. Dementsprechend konnte eine etwaige Wirkung der Gewöhnung an diesen der Natur des Pilzes zwar immerhin mehr oder weniger fremden Stoff doch nicht in dem Maasse wie bei den anderen Salzen zum Ausdruck kommen. Allerdings weisen die einschläglichen Tabellen der Tab. I und II in den hohen Concentrationen Zeitunterschiede auf, doch sind diese verhältnissmässig so geringe, dass der Grund dafür zum grössten Theile in der Anpassung an die osmotischen Druckunterschiede gesucht werden muss.

Bei dem Zink- und dem Kupfersulfat ($ZnSO_4$ und $CuSO_4$) macht sich die schnelle Accommodation des Pilzes an den entwickelungshemmenden Charakter der Gifte, der trotz der hohen Wachsthumsgrenzen im ersten Theile der Arbeit immerhin doch vorliegt, schon erheblich mehr bemerkbar.

Bei den Untersuchungen auf dem Zinksalze unterschieden sich die Sporen eines Pilzes, welcher auf einer Concentration von 200 Litern gewachsen war, zwar von solchen einer giftfreien Reinkultur, abgesehen von dem kräftigeren Wachsthum der späteren Decke, in der Entwickelung zeitlich nicht. Die Sporen einer Generation zweiten Grades liessen jedoch durch die ganz erheblichen Zeitunterschiede — wie aus der zweiten Horizontalreihe dieser Tabelle hervorgeht — neben der kräftigeren Hyphenentwickelung die Wirkung einer stattgefundenen Anpassung an das Gift als solches deutlich erkennen. Gemäss der Tab. I waren zur Keimung, Deckenbildung und Fructification auf einer Concentration von 2 Litern jeweils 8, 24 und 35 Tage erforderlich, während nach der Tabelle der Tab. II die Sporen eines (5 * 200) accommodirten Pilzes dagegen jeweils nur 2, 3 und 10 Tage gebrauchten.

Allerdings ist bei einer Concentration von 2 Litern der osmotische Druckunterschied, welchen Sporen einer giftfreien Reinkultur gegenüber denen eines auf einer Concentration von 5 Litern kultivirten Pilzes bei der Entwickelung zu überwinden haben, ein nicht unerheblicher; immerhin aber ist die retardirende Wirkung desselben — besonders mit Berücksichtigung der Versuche mit dem Mangansulfat — nicht so gross, dass solche gewaltigen Zeitunterschiede lediglich darin ihren Grund haben könnten; eine wohl berechtigte Annahme, welche auch bei der Beurtheilung der Resultate mit Nickel- und vor allem aber mit dem Kupfersulfat berücksichtigt werden muss.

Analog dem Zinksulfat sind auch bei den Accommodationsversuchen gegenüber dem Kupfersulfat die Resultate der Erwartung entsprechend. Gemäss der einschläglichen Tabelle der Tab. I brauchten die Sporen einer giftfreien Kultur zur Entwickelung auf Concentrationen dieses Salzes von 10, 5 und 2 Litern 21 Tage, auf einer solchen von 1 Liter sogar einen Monat. Ein Vergleich dieser Zeitangaben mit den entsprechenden der Tab. II zeigt deutlich die relativ schnelle und leichte Anpassung des Pilzes an das Kupfergift, indem die obigen Daten hier auf 8, 3 und 5 Tage herabsanken, zudem aber der Zustand des entwickelten Pilzes dieser Kulturen einen durchaus günstigeren Eindruck machte.

Auch für das Nickelsulfat ($NiSO_4$), welches sich in jenen ersten Versuchen als ein relativ sehr stark entwickelungshemmendes Medium erwiesen hatte, machte sich besonders in den hohen Concentrationen die Anpassungsfähigkeit des Pilzes in hohem Grade bemerkbar. Dies zeigte sich zunächst in der absoluten Erweiterung der Wachsthumsgrenzen. Während die Sporen einer giftfreien Kultur (Tab. I) sich nur noch auf einer Concentration von 10 Litern zu entwickeln im Stande waren, zeigten diejenigen eines stufenweise accommodirten Pilzes diese Fähigkeit noch auf einer zehnfach stärkeren, darüber hinaus allerdings nicht mehr.

Ausser dieser absoluten Erweiterung der Concentrationsgrenzen für das Wachsthum des Pilzes zeugten aber die Verkürzung der Zeiträume und die kräftigere Hyphenentwickelung durchaus dafür, dass der Organismus sich in seinen Lebensfunctionen entsprechend verändert hatte. Bei Sporen einer giftfreien Kultur war die Entwickelung auf einer Concentration von 10 Litern eine äusserst schwache, während die Sporen des accommodirten Pilzes noch bei einer Concentration von 5 Litern zu einer starken und fructifici-

renden Decke sich entwickelten, und bei einer solchen von 2 Litern zwar nur die Bildung kleiner Inseln, immerhin aber die Fructification beobachtet werden konnte, welche letztere bei der sehr hohen Concentration von 1 Liter erst ausblieb.

Bei dem schwefelsauren Eisenoxyd ($Fe_2(SO_4)_3$) hatten meine Accommodationsversuche nicht den Erwartungen entsprechende Resultate, indem sowohl die Concentrationsgrenzen wie die Zeitverhältnisse und die Art der Entwickelung annähernd dieselben blieben, ein Umstand, welcher vielleicht in den stark katalytischen Eigenschaften dieses Salzes seinen Grund haben kann.

Das Bleinitrat ($Pb(NO_3)_2$), welches ich wegen seiner dem Eisensalz analogen Wirkung vorweg nehmen möchte, hatte schon den Sporen einer giftfreien Reinkultur gegenüber eine relativ sehr starke entwickelungshemmende Wirkung gezeigt; dieselben keimten zwar noch auf einer Concentration von 5 Litern aus und entwickelten sich hier zu dürftigen, submers wachsenden Hyphenbällen; eine Decke aber und Fructification vermochte der Pilz nur noch auf einer Concentration von 200 Litern zu erreichen. Die Anpassung an den Charakter dieses Salzes schien für den Pilz in Folge jenes hohen Giftigkeitsgrades unmöglich zu sein. Denn obwohl zu diesen Accommodationsversuchen die Sporen jener letzterwähnten Kultur von 200 Litern mehrmals auf dasselbe Medium umgeimpft waren, blieben die Resultate dennoch dieselben. Dass die starke Giftwirkung dieses Salzes hier sich lediglich als eine entwickelungshemmende erwies, welche der Pilz auch nach einer mehrere Generationen hindurch andauernden Gewöhnung nicht zu überwinden im Stande war, erhellt am klarsten daraus, dass jene submersen Hyphen nach vorsichtiger Uebertragung in giftfreie Nährlösung sofort eine schnelle Weiterentwickelung zeigten, ein Umstand, welcher von neuem die sehr viel geringere Resistenz der Hyphen gegenüber den Sporen beweist[1]).

Für die folgenden Salze bemerkt man nun beim Vergleich der entsprechenden Reihen der Tabellen der Tab. I und II in den Resultaten der Versuche durchweg ein mehr oder minder stark hervortretendes Anpassungsvermögen des Pilzes.

Das schwefelsaure Cadmium ($CdSO_4$), welches in einer Concentration von 50 Litern die Entwickelung der Sporen einer giftfreien Kultur völlig verhinderte, liess dieselbe für diejenigen eines

1) Vergl. p. 224.

accommodirten Pilzes noch auf einer Concentration von 10 Litern zu; beim Kobaltsulfat steigt diese Grenze von einer Concentration von 100 Litern auf diejenige von 50 Litern, also rund auf das Doppelte. In beiden Fällen war allerdings die Entwickelung eine äusserst schwache und erreichte bei dem ersteren der Salze nicht mehr die Reifeperiode in solcher Concentrationshöhe, woraus sich schliessen lässt, dass diese beiden Salze, wie auch in erhöhtem Maasse die folgenden, im Vergleich zu dem Zink- und Kupfersalz gegenüber dem Pilze einen erheblich stärkeren entwickelungshemmenden Charakter besitzen.

Bei den Versuchen mit den beiden Quecksilbersalzen ($HgCy_2$ und $HgCl_2$) liessen zwar beide, das Cyanid sowohl in der Erweiterung der Concentrationsgrenze für das Wachsthum von 500 Litern auf 50 Liter — also um das Zehnfache! — als auch in der Abkürzung der Zeiträume, das Chlorid nur in diesem letzten Punkte die erfolgte Accommodation des Pilzes an diese beiden starken Gifte deutlich erkennen; immerhin konnte aber für das letztere wegen seiner eminenten Giftwirkung eine höhere Concentrationsgrenze nicht erreicht werden. Dieses Urtheil über den Grad der entwickelungshemmenden Eigenschaft des Sublimates, die auch nach gemachten Proben hier mit einer letalen Wirkung nahezu zusammenfiel, konnte zwar schon aus den Versuchen mit Sporen einer giftfreien Kultur gefällt werden; dennoch blieb es bei diesen Versuchen mit den beiden stark giftigen Verbindungen des Quecksilbers auffallend, dass der Grad der Anpassung an die zwei Salze desselben Metalles seitens des Pilzes nicht entfernt im gleichen Verhältnisse steht. Allerdings schien dies nach den vorher gemachten Erfahrungen und den daraus geschöpften Vermuthungen[1]) in der grossen Verschiedenheit des Dissociationsgrades seinen Grund zu haben; nach den Beobachtungen bei Gelegenheit dieser Accommodationsversuche musste mir aber der Grad der Giftigkeit doch von der specifischen Wirkung des nicht dissociirten Theiles abhängig erscheinen. Denn ein Vergleich einer Quecksilbercyanidlösung von 50 Litern mit einer Sublimatlösung von 2000 Litern hinsichtlich der vorhandenen Anzahl activer Hg-Jonen wird zwar nicht die relative, sicherlich aber die absolute Majorität für die erstere der Lösungen ergeben. Beruhte demnach die entwickelungshemmende bezw. tödtliche Wirkung lediglich auf derjenigen der

1) vergl. p. 223 u. 224.

activen Metall-Jonen, so wäre das so erheblich verschiedene Verhalten des Pilzes diesen beiden Concentrationen der beiden Quecksilbersalze gegenüber nicht erklärbar bezw. unbegründet.

Das letzte noch zu erwähnende Salz, das Thalliumsulfat (Tl_2SO_4), musste gemäss den Erfahrungen mit den Sporen von giftfreier Kultur mit dem Sublimat mindestens auf gleiche Stufe gestellt werden; nach den Resultaten dieser letzten Versuche aber schien der Pilz im Vergleich zum Sublimat für dieses Salz ein grösseres Anpassungsvermögen zu besitzen, indem jene Grenze für die Entwickelung um das Doppelte — von einer Concentration von 2000 Litern auf eine solche von 1000 Litern — stieg.

Wenn man nunmehr einen Rückblick auf die gesammten Resultate dieser Accommodationsversuche wirft, so geht aus ihnen als bewiesen hervor, dass ein Schimmelpilz, indem der Organismus sich in seinen Lebensfunctionen an den Charakter des umgebenden Mediums allmählich gewöhnt und diese bis zu einem gewissen Grade zweckentsprechend umgestaltet bezw. ausbildet, durch solche Accommodation sehr wohl befähigt werden kann, durch die erworbene Resistenz ein sehr hohes Maass entwickelungshemmender Einflüsse, wie die vorliegenden Salze im allgemeinen sie besitzen, zu überwinden und damit den Grad der Wirkung solcher Agentien mehr oder weniger, z. Th. ganz erheblich herabzudrücken.

Der natürliche und günstigste Weg zur Erlangung grösserer Resistenz durch Anpassuug musste für den Pilz der von mir eingeschlagene sein, d. h. auf dem Uebertragen der Pilzsporen von Generation zu Generation mit stufenweiser Erhöhung der Concentrationen beruhen. Dadurch wurde der Organismus sowohl an den Charakter als auch zugleich progressiv an die Quantität des Giftstoffes und die damit zunehmende absolute Giftwirkung desselben gewöhnt. Immerhin konnte sich nach einigen Beobachtungen, welche ich nebenher machte, daran die Frage knüpfen lassen, ob nicht schon eine lange Gewöhnung an den Charakter desselben allein ohne Berücksichtigung des zweiten Factors, der Quantität — also wenn dieselbe viele Generationen hindurch auf niederen Concentrationen fortgeführt wurde —, genügen würde, um dem Pilze für eine Entwickelung auf einer hohen Concentration ohne vorangehende stufenweise Erhöhung bis zu dieser Stärke, wenn nicht eine gleichwerthige, so doch eine annähernd gleiche Resistenz zu verleihen.

In den Tabellen der Tab. II habe ich fast durchgehend zum Vergleiche die Resultate mit Sporen eines Pilzes beigefügt, welcher nur eine Generation hindurch und zwar auf einer verhältnissmässig schwachen Concentration des betreffenden Salzes kultivirt war. Allerdings sind diese wenigen Versuche hier nur beiläufige und ohne nähere Berücksichtigung der osmotischen Druckveränderungen angestellt worden; dennoch aber konnten sie nicht als ganz belanglos gelten.

Bei einigen derselben, z. B. denjenigen mit Nickelsulfat, versagten solche Sporen von geringen Concentrationen bei einem grösseren Sprunge in der Zunahme des Salzgehaltes völlig; bei den Versuchen mit Kupfersulfat aber zeigten die Sporen eines Pilzes, welcher auf einer Concentration von 200 Litern kultivirt war, wie aus der Vergleichstabelle ersichtlich ist, schon nach einer Generation den Sporen einer giftfreien Kultur gegenüber bei einer plötzlichen Erhöhung auf 10 und 5 Liter durch die Abkürzung der Zeiträume eine unverhältnissmässig grosse Zunahme in der Resistenz.

Anzahl der Liter, in denen 1 Grammmolekül gelöst ist	Pilzsporen von	Sichtbare Keimung	Decke	Fructification
10	Reinkultur	nach 21 Tagen	nach 2 Monaten	nach 3 Mnoaten
10	200 Lit.	„ 10 „	nach 16 Tagen	nach 18 Tagen
5	Reinkultur	„ 21 „	nach 2 Monaten	nach 3 Monaten
5	200 Lit.	„ 16 „	nach 21 Tagen	nach 28 Tagen

Um aber diese Frage über den Unterschied einer lediglich auf den Charakter des Giftes gerichteten Accommodation gegenüber einer stufenweise, parallel zur Concentrationssteigerung ansteigenden zu entscheiden, war es nöthig, eingehendere und genauere Versuche anzustellen und vor allem den Einfluss osmotischer Druckunterschiede zu eliminiren, so dass lediglich die Wirkung des Metallgiftes als solches zur Geltung kam, da auch kleine Zeitunterschiede hier bei der Beurtheilung von Wichtigkeit waren. Es musste somit mit isotonischen Lösungen gearbeitet werden; da solche aber auch im weiteren Verlaufe meiner Arbeiten mit Kupfersulfat zur Verwendung kommen mussten, so will ich vorweg noch einige kurze Mittheilungen über die wenigen Versuche geben, welche ich angestellt hatte, um der bereits erwähnten Frage näher zu treten:

Verleiht die durch Accommodation erworbene Resistenz gegen das eine Metallgift dem Pilz auch eine relative Unempfindlichkeit gegen ein anderes?

Zwar war es nicht zu erwarten, dass die durch Accommodation erworbene erhöhte Resistenz bezw. die diese bedingende Veränderung der Lebensfunctionen des Pilzes so allgemeiner Natur sein würden, dass die Sporen eines an ein bestimmtes Metallsalz der gewählten Serie accommodirten Pilzes die dadurch erworbene Eigenschaft grösserer Resistenz für dieses eine auch gegenüber jedem anderen Gliede derselben in entsprechender Concentration zeigen würde[1]). Immerhin aber konnte diese einmal erworbene Eigenschaft sich mit Rücksicht auf die chemischen Analogien einiger der betreffenden Metallgifte für eine Gruppe als gleichwerthig herausstellen.

Um diese Vermuthung zu prüfen, wurden die Versuche in der Weise angestellt, dass Sporen eines auf der einen oder andern Metallsalzlösung mehrere Generationen hindurch kultivirten, an dieses Medium also stark accommodirten, Pilzes auf die gleiche Concentration eines der andern Metallsalze und vice versa übertragen wurden. Da die Concentrationen mit den Ausnahmen, wo die zu impfenden Lösungen wegen ihres Giftigkeitsgrades procentualisch schwächer waren, als molekulare Lösungen die gleiche Stärke besassen, so konnten zeitliche Verschiebungen in Folge osmotischer Druckunterschiede die Resultate nur wenig oder in jenen Ausnahmefällen nur relativ günstig beeinflussen.

In den gemäss den Resultaten dieser Versuche aufgestellten Tabellen der Tab. III bezeichnen die in der dritten Vertikalreihe befindlichen Angaben einmal das betreffende Salz, an welches der Pilz accommodirt, und die darunter stehende Zahl in Litern jeweils die Höhe der Concentration, auf welcher die letzte Generation kultivirt war. Es sei wohl bemerkt, dass die hier verwendeten Sporen ausnahmslos den entsprechenden Kulturen der Tab. II entstammten, somit also den dort verzeichneten Maximalgrad der Anpassung erreicht hatten.

Vergleicht man nunmehr die Resultate der einzelnen Tabellen dieser Tab. III mit denen der Tab. I und II — ich habe die entsprechenden Daten als Parallelangaben zur leichteren Uebersicht

---

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, I. Aufl., Bd. II, § 98.

in den Tabellen der Tab. III aufgenommen — so wird man finden, dass zwischen der Anpassung des Pilzes an das Kupfer- und Zinksulfat und damit in dem Charakter dieser Salze bezüglich ihrer physiologischen Wirkung gegenüber diesem Pilze eine gewisse Analogie zu herrschen scheint. Denn gegenüber den Sporen einer giftfreien Reinkultur erschienen diejenigen eines an Kupfersulfat accommodirten Pilzes entschieden — auch unter Berücksichtigung der osmotischen Druckverhältnisse — für die Entwickelung auf einer äquimolecularen Zinksulfatlösung geeigneter und vice versa.

Desgleichen zeigten Sporen eines an diese beiden Salze accommodirten Pilzes denjenigen einer giftfreien Kultur gegenüber auch bezüglich der Entwickelung auf Lösungen von Nickel-, Cadmiumsulfat und Quecksilbercyanid eine grössere Resistenz. Hinsichtlich der Weiterentwickelung auf einer Cadmiumsulfatlösung schien die Anpassung an jene Salze sogar einen günstigeren Effect auf den Pilz gehabt zu haben, als diejenige an das gleiche Metallsalz ($CdSO_4$), indem die Grenze für die Fructification bei jenen Versuchen — auch in zwei Wiederholungsfällen — zurückblieb, ein Umstand, welcher von den veränderten osmotischen Druckverhältnissen sicherlich völlig unabhängig war.

Mit den Sporen eines an Nickelsulfat accommodirten Pilzes und bei sämmtlichen Versuchen mit Cobaltsulfat konnte ich analoge Resultate, wie die obigen, nicht erzielen. Das Cobalt ist vom chemischen und physikalischen Standpunkt aus betrachtet ein dem Nickel ungemein ähnliches Metall; eine etwaige analoge Verwandtschaft dieser Metalle hinsichtlich ihrer physiologischen Wirkung ist wohl bis jetzt weniger genau studirt worden. Ob eine solche überhaupt besteht, muss dahin gestellt bleiben; für meinen Pilz schien sie jedenfalls nicht vorzuliegen, denn die Sporen eines an das Nickelsulfat immerhin relativ stark accommodirten Pilzes liessen bei einem Austausch dieses Salzes gegen das Cobaltsulfat irgendwelche Anzeichen einer durch Anpassung erworbenen, grösseren Resistenz für dieses letztere in keiner Weise erkennen.

Nach dem Ergebniss dieser gesammten Versuche erscheint zwar, gestützt auf einige Resultate, wie diejenigen mit dem Kupfer- und Zinksulfat, die Möglichkeit der Annahme einer Aehnlichkeit in der physiologischen Einwirkung auf den Organismus des Pilzes für einige Metallsalze nicht ganz unberechtigt; immerhin aber kann man directe Schlüsse auf eine ganz oder theilweis generelle Natur der Accommodation, beziehungsweise der durch dieselbe erworbenen

Eigenschaften, wie sie durch jene Analogie in der physiologischen Wirkung für diese beiden Salze begründet sein könnte, so lange nicht ziehen, bis die Frage durch eingehendere Versuche noch mehr aufgehellt ist.

Nach diesen Mittheilungen der wenigen, vom eigentlichen Thema meiner Arbeit etwas abschweifenden Versuche, komme ich zu der für die Art der Accommodation wichtige und bereits oben angedeutete Frage zurück:

Wie verhalten sich die Sporen eines mehrere Generationen hindurch auf gleichen schwachen Metallsalzlösungen kultivirten Pilzes gegenüber denen eines stufenweise mit allmählichem Steigen des Salzgehaltes von Generation zu Generation an das Gift accommodirten?

Es war schon aus einigen beiläufigen Versuchen[1]) erkennbar geworden, dass mit einigen Ausnahmen die Sporen eines auf einer verhältnissmässig nur schwachen Metallsalzlösung kultivirten Pilzes — am augenfälligsten bei dem Kupfersulfat — sich dennoch ganz unverhältnissmässig besser zur Entwickelung auf einer sehr hohen Concentration gleicher Art — im Vergleich zu den Versuchen eines bis zu jener Grenze stufenweise accommodirten Pilzes — eigneten, als die Sporen einer giftfreien Kultur.

Wenn somit schon die Anpassung an die physiologischen Einwirkungen des Giftes auf den Organismus — also an seine specifischen Eigenschaften für den Pilz, welche ich in diesem Sinne kurz als seinen „Charakter" bezeichnen möchte —, neben derjenigen an die Quantität und die damit absolut zunehmende Giftwirkung desselben eine so auffallend grosse Rolle in der Frage der Accommodation zu spielen schien, so konnte man nach den gemachten Erfahrungen über die progressive Zunahme der Resistenz mit dem Grade der Generationen wohl vermuthen, dass auch ohne stufenweise Erhöhung der Concentrationen der Pilz auf schwachen Lösungen nach und nach auch einen sehr hohen Grad von Resistenz gegen das Gift, auch in hohen Dosen, erwerben würde.

Weges des umfangreichen Materiales habe ich diese und die zur Erledigung der noch folgenden Fragen angestellten Versuche

1) Vergl. p. 234.

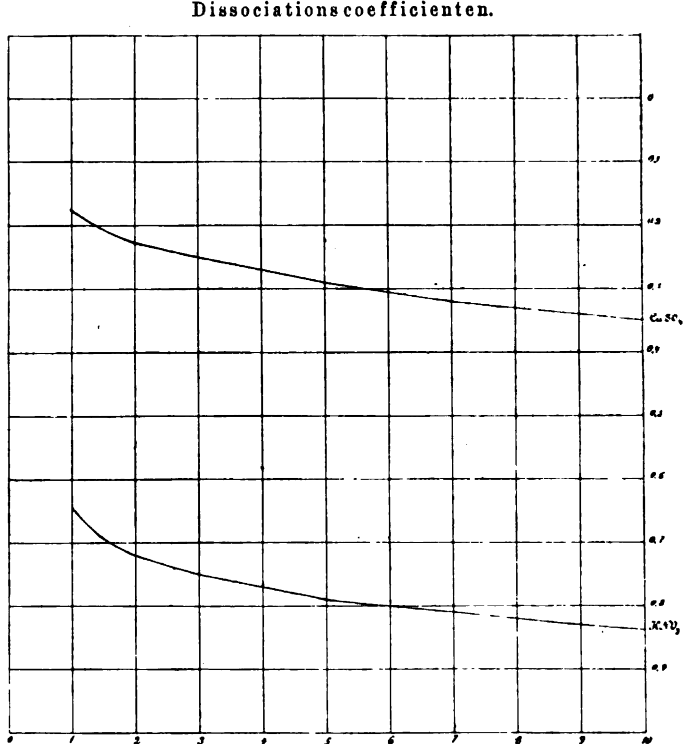
lediglich auf das Kupfersalz beschränkt, zumal ja ohne weiteres wohl angenommen werden kann, dass die Resultate für jedes andere der Salze analoge sein werden.

Zur Erlangung genauer Resultate in den Zeiträumen war es hier, wie bereits erwähnt, vor allem erforderlich, den Einfluss osmotischer Druckunterschiede, die hier auftreten mussten, auf die zeitliche Entwickelung der Sporen, so weit als möglich, zu eliminiren; es musste also mit isotonischen Lösungen gearbeitet werden.

Herstellung der isotonischen Lösungen.

In den zu den weiteren Versuchen der Arbeit nothwendigen Lösungen wurde die Uebereinstimmung des osmotischen Druckes

Figur 1.
Dissociationscoefficienten.



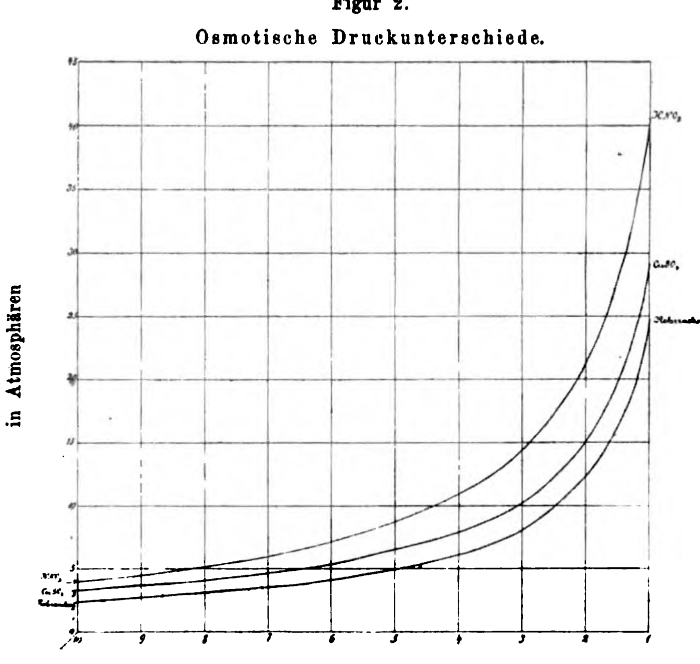
Anzahl der Liter, in denen 1 Gramm-Molekül des Salzes gelöst ist.

dadurch erreicht, dass bei geringem Gehalt an Kupfersulfat (z. B. 200 Liter) der gegenüber einer hohen Concentration dieses Salzes (z. B. 10, 5 oder 2 Liter) bestehende Druckunterschied durch

einen entsprechenden Zusatz des für die Entwickelung des Pilzes indifferenten Salzes, des Kalisalpeters, ausgeglichen wurde. Der osmotische Druck der betreffenden Kupfersulfatlösung war aber nicht allgemein bekannt; ferner aber bot wegen der starken tödtlichen Wirkung dieses Salzes zumal auf höheren Concentrationen[1]) einerseits, andrerseits in Folge der geringen Grösse der Hyphen des *Penicillium glaucum* eine Bestimmung auf plasmolytischem Wege nicht unerhebliche Schwierigkeiten.

Figur 2.

Osmotische Druckunterschiede.



Da nun eine wässerige Kupfersulfat- und Kaliumnitratlösung, wie erfahrungsgemäss auch die der meisten Metallsalze, eine theilweise Dissociation der Moleküle erfahren, und der osmotische Druck mit diesem Vorgange in engem Zusammenhange steht, so ist man in der Lage, aus dem jeweiligen Dissotiationscoefficienten solcher Salzlösungen, die durch diesen chemisch-physikalischen Vorgang bedingte Druckerhöhung gegenüber dem bekannten osmotischen

1) Eine 5 proc. bezw. 2 proc. Kupfersulfatlösung tödtete die Zellen von *Elodea canadensis* in wenigen Secunden.

Drucke einer gleich concentrirten Rohrzuckerlösung[1]) zu ermitteln[2]).

Die auf diesem Wege ermittelten Resultate sind durch die betreffenden Curven (p. 239) dargestellt, welcher ich auch noch eine solche für die Dissociationscoefficienten (p. 238), aus welchen jene berechnet wurden, beigefügt habe.

Aus praktischen Gründen habe ich durchgehend für sämmtliche Kulturen dieser Versuche den einheitlichen osmotischen Druck einer Kupfersulfatlösung von 2 Litern gewählt. Die Berechnung der erforderlichen Menge des zuzusetzenden Salpeters wird dann für relativ geringere Concentrationen des Kupfersalzes an der Hand der einschläglichen Curve folgendermassen zu machen sein:

Eine Concentration von 200 Litern ($CuSO_4$) habe ich wegen der sehr geringen Druckerhöhung wie eine kupfersalzfreie Nährlösung behandelt; anders für die Concentration von 10 Litern und 5 Litern!

Gemäss der Curve beträgt:

der osmot. Druck einer Kupfersulfatlösung	2 Lit.	15,16 Atm.
„ „ „ „ „	10 „	3,30 „
es wäre also die Differenz von		11,86 Atm.

durch den diesem Drucke entsprechenden Zusatz von rund 3 % Salpeter auszugleichen.

Allerdings findet bei einer derartigen Combination zweier wässeriger Salzlösungen eine theilweise, wechselseitige chemische Umsetzung und dadurch auch eine Veränderung der physikalischen

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., 1897, p. 120—128.

2) Berechnung der Curve für den osmot. Druck nach den Tabellen von Kohlrausch und Holborn, „Leitvermögen der Elektrolyte". Der Dissociationscoefficient für jede beliebige Verdünnung berechnet sich nach den erwähnten Tabellen für das Leitvermögen der Elektrolyte nach der Formel:

$$\alpha = \frac{\text{Leitvermögen bei gewünscht. Verdünnung}}{\text{Leitvermögen bei unendlicher Verdünnung}}.$$

Bezeichnet man nun den bekannten osmotischen Druck einer molekularen Rohrzuckerlösung — also eines nicht dissociirten Stoffes — mit P_0, denjenigen der entsprechenden in Frage kommenden Metallsalzlösung mit P_x, so berechnet sich bei gleicher Temperatur von 0° C. der osmotische Druck P_x nach der Formel: $\frac{P_x}{P_0} = i \cdot$ absol. Temperat., d. h. $P_x = P_0 \cdot i \cdot \frac{273}{273}$, wo die Constante $i = 1 + \alpha\,(n - 1)$ zu setzen ist, und α hier den Dissociationscoefficienten (siehe die Curve), n aber die Anzahl der activen Ionen bezeichnet.

Verhältnisse statt; doch ist dieselbe nicht so weitgehend, dass sie für die vorliegenden Untersuchungen besondere Berücksichtigung verdient.

Der analogen obigen Berechnung entsprechend bedurfte eine Kupfersulfatlösung von 5 Litern eines Salpeter-Zusatzas von 2,2 %, um mit einer solchen von 2 Litern isotonisch zu sein.

Mit solchen in dieser beschriebenen Weise hergestellten isotonischen Lösungen, wie sie für meinen Zweck genügten, wurden nun zunächst die Versuche über die Art der Accommodation und ihre stufenweise Zunahme vorgenommen, welche in den Resultaten der Tab. IV ihren Ausdruck finden.

Dabei stellte sich nun, wie das zu erwarten war, gemäss den Daten der Horizontalreihe 1 und 2 bezw. 5 und 6 heraus, dass bei einer Impfung auf eine Kupfersulfatlösung von 5 bezw. 2 Litern Sporen eines fünf Generationen hindurch auf einer Kupferlösung von 200 Litern kultivirten Pilzes sowohl in der Abkürzung der Zeiträume als auch durch eine kräftigere Entwickelung einen zweifellos höheren Grad der Resistenz, als Accommodationseffect, zeigten als solche von einem Pilze, welcher nur eine Generation hindurch auf dem gleichen Medium ($CuSo_4$ 200 Lit.) gewachsen war.

Eine Concentrationserhöhung von 200 Litern auf 5 bezw. 2 Liter ist eine ausserordentlich grosse und damit die Erhöhung der Quantität des wirksamen Giftes eine ganz erhebliche; wenn also dennoch eine Zunahme der Resistenz bezw. der Entwickelungsfähigkeit der Sporen auf diesem Giftmedium durch diese Art der Anpassung festgestellt werden konnte, so konnte diese nur durch eine lange anhaltende Gewöhnung ausschliesslich an den „Charakter“ des Giftes erzielt worden sein.

Die weiteren Daten der Tab. IV geben die Resultate einiger Parallelversuche zu den obigen und sollen einen Anhalt für die Beurtheilung jener Art der Accommodation gegenüber einer solchen mit stufenweiser Erhöhung des Giftgehaltes bilden. Wenn nun darnach die Erwerbung grösserer Resistenz auf jenem Wege zweifellos unverkennbar ist, so scheint allerdings dennoch — wie es ja auch den sonstigen Erfahrungen auf anderen Gebieten entspricht — der gleiche bezw. ein besserer Effect in bedeutend kürzerer Zeit durch ein stufenweises Vorgehen (Horizontalreihe 3 und 7) erreichbar zu sein.

Dass bei jener ersten Art der Accommodation durch eine ausserordentliche Vermehrung der Anzahl der Generationen die Resistenz des Pilzes noch erheblich verstärkt werden wird, ist nach diesen Erfahrungen zweifellos anzunehmen; ob der Effect aber schliesslich ein gleicher werden wird, wie bei einem stufenweisen Vorgehen, und damit lediglich die Anpassung an den Charakter des Giftes in Frage kommt, muss bislang noch dahingestellt bleiben.

Immerhin aber wird diesen Erfahrungen gemäss der Maximaleffect der Accommodation durch eine Berücksichtigung beider Factoren gewährleistet sein, wie dies schon an den Resultaten der Horizontalreihen 4 und 8 sich zeigt.

Es wird somit auch in solcher Höhe der Concentration mit der wachsenden Anzahl der Generationen die Widerstandsfähigkeit bezw. der Grad der Accommodation noch ganz erheblich zunehmen, wenn nicht dadurch sogar vielleicht ein gewisser Grad von Bevorzugung dieses Mediums seitens des Pilzes erreicht wird, welcher für denselben das betreffende Gift schliesslich als ein Existenzbedürfniss erscheinen lassen könnte.

Um die Richtigkeit dieser Vermuthung zu prüfen, wurden die Versuche angestellt, deren Resultate in der Tabelle A der Tab. V aufgezeichnet sind.

Dieselben bestanden darnach in zwei Reihen von Parallelkulturen, indem die Sporen eines Pilzes, welcher vier Generationen hindurch auf kupferhaltigem Nährboden — und zwar in den letzten beiden auf einer Concentration von 5 Litern — kultivirt war, einmal auf ein mit diesem völlig identisches Medium (Reihe 1), zum andern aber auf eine isotonische giftfreie Nährlösung (Reihe 2) übertragen wurden.

War die Vermuthung richtig, so hätte — wie man erwarten musste — die Entwickelung solcher Sporen auf dem gleichen, kupferhaltigen Nährmedium nicht nur eine bessere als auf dem kupferfreien, sondern — im günstigsten Falle — hätte diejenige auf dem kupferfreien Medium gegenüber der Entwickelung „nicht accommodirter“ Sporen, also gegenüber den Sporen von einer giftfreien Reinkultur, eine relativ schlechtere sein müssen. Diese Erwartung wurde aber, wie aus den Daten hervorgeht, getäuscht; vielmehr liess die schnellere und kräftigere Entwickelung solcher Sporen eines an Kupfer stark accommodirten Pilzes auf dem giftfreien Nährmedium darauf schliessen, dass auch dieser Pilz die

natürlichen, normalen Verhältnisse bevorzugte, in welche er aus einem pathologischen Zustande zurückkehrte.

Nach dieser Schlussfolgerung war es naheliegend, dass ich bei der Frage nach der Dauer der durch Accommodation erworbenen Eigenschaft zu einer negativen Beantwortung würde gelangen müssen.

Ist die durch Anpassung erworbene Eigenschaft des Pilzes eine vorübergehende oder wird sie zu einer bleibenden, so dass man geneigt sein könnte, von einer Vererbung zu sprechen?

Durch die vorigen Versuche war zwar bewiesen, dass die Sporen eines an Kupfersulfat gewöhnten Pilzes dennoch das giftfreie Medium bevorzugten, andrerseits aber ist in gleicher Weise die durch Accommodation gesteigerte Entwickelungsfähigkeit solcher Sporen auf demselben Giftmedium aus den früheren Versuchen deutlich erkennbar geworden. Da nun die eine Thatsache die andere nicht nothwendigerweise ausschliesst, so war die Frage immerhin berechtigt, ob jene erworbene Eigenschaft solcher Sporen völlig erlischt, sobald dieselben, bezw. der daraus sich entwickelnde Pilz eine oder mehrere Generationen hindurch auf einem giftfreien Nährmedium — das jene ja bevorzugten — kultivirt war, oder ob sie eine für immer bleibende, also „erblich“ geworden war.

Zwecks Beantwortung dieser Frage wurden zunächst die Sporen der in der Horizontalreihe 1 der Tab. V A verzeichneten Kultur, also von einem 5 Generationen hindurch an das Kupfersalz gewöhnten Pilze, für eine, zwei und drei Generationen auf einer mit der Kupfersulfatlösung von 5 Litern isotonischen, giftfreien Nährlösung kultivirt.

Die Sporen dieser so angestellten Kulturen wurden nun in der Reihenfolge, wie sie in der ersten Vertikalreihe der Tab. V B verzeichnet sind, neben denjenigen einer gewöhnlichen isotonischen Reinkultur — als Parallele — jeweils auf eine Kupfersulfatlösung von 5 Litern übertragen.

Da alle Lösungen mit der zu impfenden isotonisch waren, so konnte ein Zeitunterschied nur mit der erhaltenen Wirkung der vorher erfolgten Anpassung an das Gift in Zusammenhang gebracht werden. Wie aber die Daten dieser Tabellen beweisen, stellte sich nun heraus, dass der Pilz die durch Accommodation erworbene Eigenschaft grösserer Resistenz- und Entwickelungsfähigkeit für das

gleiche Medium annähernd in demselben Maasse verliert, wie sie gewonnen wurde; denn die Daten der Reihen 1 und 4 stimmen schon nahezu überein.

Unschwer konnte der Einwurf gemacht werden, dass nach einer etwa 100 bis 500 Generationen hindurch erfolgten Accommodation des Pilzes die Versuche sehr wohl andere und zwar im Sinne der Erblichkeit günstigere Resultate ergeben würden. Mit gleichem Rechte aber kann man wohl als nicht ausgeschlossen annehmen, dass diese Fähigkeit dann bei entsprechender Entwöhnung nach ebenso viel Generationen wieder in gleicher Weise verloren würde. Diese Frage kann jedoch ohne die entsprechenden Versuche, zu deren Anstellung wegen der erforderlichen grossen Anzahl derselben die für die Gesammtarbeit bemessene Zeit nicht ausreichte, endgiltig nicht entschieden werden.

Im Anschluss an diese Resultate meiner gesammten Arbeiten hatte ich es mir nun noch zur Aufgabe gemacht, einige Versuche anzustellen, welche dem Ziele zusteuern, einen Einblick zu gewinnen in die Ursache dieser aussergewöhnlichen Fähigkeit der Schimmelpilze, insonderheit eines *Penicillium glaucum*, auf so hoch concentrirten bezw. so stark giftigen Metallsalzlösungen zu gedeihen. Die nächstliegende, für weitere Forschungen in diesem Sinne wohl maassgebende und daher wichtigste Frage betrifft dann wohl das Eindringen des Metallgiftes in die Zelle[1]), bezw. die Aufnahme des Metalles in irgend einer Form.

Dieser Frage bin ich bestrebt gewesen, so weit es mir möglich war, durch die folgenden Versuche gerecht zu werden.

Dringt die $CuSO_4$-Lösung in das Protoplasma des Pilzes ein, bezw. wird das Metall von dem Pilze aufgenommen?

Die Möglichkeit einer positiven Beantwortung dieser Prage konnte nach den reichhaltigen Erfahrungen über die Aufnahme mehr oder weniger giftiger Stoffe durch die Zelle nicht ohne weiteres für ausgeschlossen gelten.

Bei einem kurzen Ueberblick über die diesbezüglichen Arbeiten,

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, I. Aufl., Bd. II „Gifte“; Physiolog. Untersuch. 1877, p. 142. — Kühne, Untersuch. über das Protoplasma 1864, p. 100.

wie ihn Pfeffer[1]) in seinem Abschnitt über die entbehrlichen Aschenbestandtheile der Pflanzen giebt, muss man die Resultate dahin zusammenfassen, dass mit wenigen Ausnahmen, die vielleicht nur auf das seltene Vorkommen des betreffenden Metalles in der oberen Erdschicht zurückzuführen sind, fast sämmtliche Metalle in den Aschen phanerogamer Pflanzen in mehr oder weniger grossen Mengen gefunden worden sind.

Wie verhält sich nun *Penicillium glaucum* zu der Aufnahme solcher Metalle, bezw. zu dem Eindringen der Lösung solcher Metallsalze, von denen ich nur das Kupfersulfat einer genauen Untersuchung unterworfen habe, da wohl anzunehmen ist, dass bei den analogen Wachsthumsresultaten auf den andern Metallsalzlösungen sich auch das Verhalten des Protoplasma im wesentlichen gleich gestalten wird?

Da es sich nun zunächst nur darum handelte festzustellen, ob eine Aufnahme des Metalles überhaupt stattfand, ohne Rücksicht auf die Form und den Ort, so musste der Nachweis als Aschenbestandtheil, den ich mittelst Schwefelwasserstoff anstellte, vorerst genügen. Um aber einen solchen auf diesem Wege zu ermöglichen, war es nothwendig, die auf Kupfersulfatlösung kultivirten Decken von den äusserlich anhaftenden Rückständen jener kupferhaltigen Nährlösung durch Abwaschen zu befreien. Da bei einem derartigen Waschen mit destillirtem Wasser in Folge des osmotischen Druckunterschiedes ein Absterben der Pilzzellen zu befürchten war, so musste zu diesem Zwecke eine indifferente Lösung verwendet werden — in diesem Falle wurde Salpeter dazu verwendet —, welche der ursprünglichen Kulturflüssigkeit mindestens isotonisch war.

Mit dieser Kalisalpeterlösung[2]) wurde nun die vorher in Stücke gerissene Pilzdecke in einer Kochflasche so lange durch vorsichtiges Schütteln abgewaschen, bis die ablaufende Waschflüssigkeit auf Zusatz von Kaliumferrocyanidlösung eine Kupferreaction nicht mehr erkennen liess. Die abgewaschene Decke wurde sodann nach schnellem, möglichst vollständigem Ablaufen der Waschflüssigkeit in einer tarirten Porzellanschale bei 100° C im Trockenschrank getrocknet, das Gewicht der Trockensubstanz festgestellt und diese

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl. 1897, § 75.

2) Diese Salpeterlösung erhielt noch einen geringen Zusatz von Weinsäure, um das an der äusseren Gewebeschicht etwa gebildete Kupferoxyd zu lösen.



endlich unter Zusatz von chlorsaurem Kali und Salzsäure in einem Kolben gekocht. War die organische Substanz völlig zerstört, so filtrirte ich ab, wusch den Rückstand mittelst destillirten Wassers mehrfach nach und leitete in die vereinigten Filtrate nach entsprechendem Abstumpfen der Säure und Verjagen des freien Chlor Schwefelwasserstoff im Ueberschusse ein.

Der entstandene Niederschlag von CuS wurde in der üblichen Weise gewichtsanalytisch bestimmt.

Zwar konnte diese Trockensubstanz nicht ganz frei von Salpeter sein, der aus der Waschflüssigkeit stammte; denn wenn dieselbe auch nach Möglichkeit ablief, so enthielt dennoch das Adhäsions- und Imbibitionswasser einen Theil gelöst. Diese Mengen aber konnten nicht so gross sein, dass die Werthe für das Deckengewicht sich dadurch wesentlich verschieben mussten. Ich habe daher diesen Factor bei der Berechnung unberücksichtigt gelassen.

Dieser Kupfernachweis wurde nun für 6 Pilzdecken nacheinander geliefert, von denen 3 auf einer Kupfersulfatlösung von 2,5 %, die andern auf einer solchen von 6 % gewachsen waren. Und zwar ergab die Analyse bei:

den ersten 3 Decken einen Durchschnittsgehalt von 0,017 CuS für 6 Gramm Trockensubstanz,

den andern 3 Decken einen solchen von 0,02 CuS für 8,5 Gramm Trockensubstanz.

Nimmt man für eine normale, frische Pilzdecke einen Wassergehalt von 80 % an, so berechnen sich daraus:

0,017 CuS für 30,0 Frischsubstanz, d. h. 0,056 %,

0,02 CuS für 42,5 Frischsubstanz, d. h. 0,05 %.

Diese Resultate entsprachen aber den Erwartungen nicht; vielmehr bewiesen sie, dass, ganz abgesehen von einer etwaigen Aufnahme grösserer Mengen, auch ein Endosmiren der Salzlösung in ihrer vollen procentualen Stärke in das Protoplasma selbst, also isosmotisch wenigstens, nicht stattgefunden haben konnte. Denn wäre dies der Fall gewesen, so entsprächen dem obigen Wasserverlust von 24 Gramm bei einer 2,5 proc. Kupfersulfatlösung annähernd 0,5 Gramm $CuSO_4$, d. h. ein Idealbefund von von 0,3 Gramm CuS gegenüber dem thatsächlichen von 0,017 Gramm, andrerseits dem Wasserverlust von 34 Gramm bei einer 6 proc. Kupfersulfatlösung annähernd 2 Gramm $CuSO_4$, d. h. ein Idealbefund von 1,2 Gramm CuS gegenüber dem thatsächlichen von 0,02 Gramm.

Im ersten Falle blieb der Realbefund also rund um das 20fache, im zweiten — obwohl es die concentrirteren Lösungen waren — sogar um das 60fache zurück. Ein isosmotisches Eindringen der Giftlösung schien demnach nicht stattgefunden zu haben; es wird der Pilz also die erforderliche Herstellung des osmotischen Gleichgewichtes mit dem äusseren Metallgift enthaltenden Nährmedium, wie vielfach bei Kulturen auf concentrirten Lösungen[1]), durch entsprechende Concentration der Lösungen im Innern der Zelle bewirkt haben. Ein Austreten des Kupfersalzes aus der lebenden Zelle — sofern das Metall überhaupt in einer löslichen und endosmirenden Form aufgenommen war — während des Waschprocesses musste aber mit Rücksicht auf die überisotonische Waschflüssigkeit und die zeitliche Kürze des Verfahrens als nahezu ausgeschlossen gelten.

Woher kam nun der Gehalt an Kupfer in den Aschen?

Wenn man vorläufig von der Möglichkeit einer thatsächlichen Aufnahme des Metalles bis zu einer begrenzten, kleinen Menge seitens des lebenden Protoplasma absieht — dieser Frage bin ich später näher getreten —, so waren drei Lösungen für diese Frage vorhanden.

Erstens konnte die Kupfersulfatlösung capillar, also mechanisch, so festgehalten sein, dass es mit Rücksicht auf das Leben der Pilzfäden unmöglich war, diese zwischen dem engen Gewebe derselben haftende Flüssigkeit gänzlich herauszuwaschen.

Zweitens aber konnte, wenn nicht die lebende, so doch die abgestorbene Zelle den Kupfergehalt veranlasst haben. Das Absterben einer grossen Anzahl von Zellen ist ja bei dieser Handhabung des Auswaschens durch wiederholtes Schütteln unvermeidlich, abgesehen davon, dass es theilweise auch während der Dauer der Kultur selbst aus verschiedenen Ursachen erfolgt sein konnte. Im Augenblicke des Absterbens aber, wenn vorher eine Permeabilität für das Kupfersalz nicht vorlag, dringt dieses in den Protoplasten ein und könnte hier sehr wohl, bevor eine völlige Coagulirung stattfindet, als Eiweissverbindung in geringer Menge fixirt werden[2]).

1) Eschenhagen, Einfluss der Lösungen verschied. Concentrat. auf Schimmelpilze, 1890; vergl. auch Pfeffer, Pflanzenphysiologie, I. Aufl., p. 415.

2) Loew, Giftwirkungen, p. 9.

Endlich aber konnte das Protoplasma mit Rücksicht auf seine Existenz organische Stoffe ausscheiden, welche durch Herstellung unlöslicher Verbindungen ein Endosmiren des Giftstoffes unmöglich machten. In diesem Falle konnten solche, der Plasmahaut äusserlich, mechanisch anhaftenden Rückständen in Folge ihrer Unlöslichkeit in der Waschflüssigkeit — obwohl diese mit Weinsäure angesäuert war — den Befund in der Asche wohl bewirkt haben.

Gestützt auf das Resultat der Analyse und diese Vermuthungen muss man zwar der Ansicht zuneigen, dass — ganz abgesehen von einem isosmotischen Eindringen der Lösung — selbst auch eine Aufnahme nennenswerther Mengen des Metalles nicht stattfindet. Damit war aber immerhin die Frage über die Aufnahme einer begrenzten kleinen Menge des Metalles im Protoplasten noch nicht entschieden.

Wenn eine solche stattfand, so musste zunächst vor allem eine Permeabilität der Plasmahaut für dieses Metallsalz vorliegen.

Nach den Versuchen von Klemm[1]) drang eine Kupfersulfatlösung bis zu 10% schnell und schadlos in die Vacuolen einiger phanerogamer Pflanzen ein, so dass es ihm gelang, diesen Vorgang mittelst eines Zusatzes von Ammoniaklösung durch Blaufärbung in den Protoplasmavacuolen mikrochemisch nachzuweisen. Wegen der unendlich geringen Menge des etwaigen Kupfersalzgehaltes in dem geringen Raume einer Vacuole der Pilzzelle ist es mir leider trotz wiederholter Versuche nicht gelungen, die Anwesenheit des Kupfers und damit das Endosmiren desselben in die Zelle weder durch Zusatz von Ammoniak- noch von Ferrokaliumcyanidlösung mikrochemisch unwiderlegbar nachzuweisen.

Durch die negativen Resultate auf diesem Wege habe ich mich schliesslich veranlasst gesehen, der Frage der Permeabilität der Plasmahaut einer Schimmelpilzzelle für das Kupfersulfat durch plasmolytische Versuche näher zu treten. Dies geschah in der Weise, dass nebeneinander parallel Zellen eines auf giftfreier Nährlösung kultivirten Pilzes einmal mittelst einer Kalisalpeterlösung, zum andern mittelst einer isotonischen äquimolekularen Kupfersulfatlösung, welchen beiden etwas Anilinblau beigefügt war, plasmolysirt wurden.

Die Plasmolyse trat bei beiden Versuchsreihen zu annähernd gleicher Zeit ein und ging bei der ersten nach etwa einer Stunde

1) Klemm, Desorganisation der Zelle.

völlig zurück. Bei der Plasmolyse mit der Kupfersulfatlösung aber war dieselbe auch nach 1 1/2 Stunde noch im allgemeinen deutlich erkennbar, jedoch nur an einer verhältnissmässig geringen Anzahl von Zellen, da die grössere Menge derselben durch die eingetretene Blaufärbung im Inneren das Absterben bezw. den schon eingetretenen Tod erkennen liess. Die analogen Versuche mit den Hyphen eines an Kupfersulfat accommodirten Pilzes ergaben die gleichen Resultate, es trat das Absterben nur entsprechend später ein.

Somit musste nach dem Ergebniss dieser Versuche die Permeabilität der Plasmahaut für dieses Gift[1]) mindestens in Frage gestellt werden, da die Plasmolyse der Zellen mit der Zeit hätte zurückgehen müssen, was der Thatsache nicht entsprach.

Wenn ich mich nun somit auf das negative Resultat meiner chemischen Analyse und die nachfolgenden Versuche stütze, so muss ich mein Urtheil dahin zusammenfassen, dass, da eine Aufnahme bis zum Gleichgewicht jedenfalls nicht stattfand, auch eine Aufnahme in leichterer Weise ausgeschlossen war, denn sonst hätte sich im Laufe der Zeit das Gleichgewicht herstellen müssen. Da aber somit das Kupfer nicht oder nur in Spuren in den Protoplasten eindringt, so ist wohl anzunehmen, dass eben dadurch ganz wesentlich eine giftige Wirkung vermieden wird, welche grössere Mengen von eindringendem gelösten Kupfer wahrscheinlich hervorrufen würden.

Ohnedies ist es schon nöthig, dass die Plasmahaut durch die mit ihr in Berührung stehende Kupfersulfatlösung nicht geschädigt wird. Denn andernfalls wäre ein Eindringen des Kupfersalzes und damit die Vernichtung des Lebens unvermeidlich, wie es ja in andern Pflanzen[1]) der Fall ist, die aber ebenso wie dieser Schimmelpilz lehren, dass der Einfluss submaximaler Giftdosen überwindbar ist.

Schlussfolgerungen.

Die Ergebnisse meiner gesammten Arbeit kann ich kurz dahin zusammenfassen:

1. Die Concentrationsgrenzen für das Wachsthum der untersuchten Schimmelpilze — *Mucor mucedo*, *Aspergillus niger*, *Botrytis*

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, I. Aufl., Bd. I, p. 43, § 9 „Die osmot. Eigenschaften d. Zelle"; Bd. II, p. 454.



cinerea und *Penicillium glaucum* — auf Metallgift enthaltenden Nährböden liegen je nach der Empfindlichkeit der Individuen für die ersten drei sehr tief, für *Penicillium glaucum* sehr hoch.

2. Die Einwirkung der einzelnen Metalle steht im Zusammenhange mit dem elektrolytischen Verhalten der betreffenden Lösung; und zwar ist sie abhängig von der physiologischen Wirkung des undissociirten Theiles des Salzes und der betheiligten Mitwirkung des Kation.

3. Die Schimmelpilze sind in verschiedenem Grade accommodationsfähig; in sehr hohem Maasse *Penicillium glaucum*, wo schon das Individuum selbst ohne Wechsel der Generationen mit der Länge der Zeit einen hohen Grad der Resistenz erwirbt.

4. In Folge dieser Accommodationsfähigkeit sind jene Wachsthumsgrenzen keine feststehenden, also keine unbedingten; vielmehr lassen sie sich durch allmähliche Anpassung erweitern, und zwar ist diese Erweiterung von der Anzahl der Generationen abhängig.

5. Die günstigste Wirkung der Accommodation wird durch eine stufenweise, parallel zur Anzahl der Generationen erfolgende Steigerung des Metallgiftgehaltes erreicht.

6. Ob eine solche, durch Gewöhnung erworbene Eigenschaft zu einer dauernden wird bezw. werden kann, so dass man geneigt sein könnte, von einer Vererbung und einem bleibend veränderten Zustand der Art zu sprechen, diese Frage liess sich in dem zur Beobachtung benutzten Zeitraume nicht eruiren; nach den gemachten Erfahrungen aber muss man einer negativen Beantwortung zuneigen.

7. Das Kupfer wird von *Penicillium* nicht oder wenigstens nicht in wesentlicher Menge aufgenommen, da für diesen Pilz eine Impermeabilität der Plasmahaut gegenüber diesem Metallsalze vorzuliegen scheint.

8. Die Anpassung des Pilzes und damit die Entwickelungsfähigkeit desselben auf einer solchen Metallgiftlösung wird so lange möglich sein, als die Plasmahaut durch die Berührung mit dem Giftstoff nicht geschädigt wird, wodurch die letale Dosis erreicht sein würde.

Vorliegende Untersuchungen wurden im botanischen Institute der Universität Leipzig während des Wintersemesters 1898/99 und

der beiden darauf folgenden Semester ausgeführt, und ich möchte es nicht versäumen, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrath Prof. Dr. W. Pfeffer, für die freundliche Leitung und stete Förderung meiner Studien meinen ehrerbietigsten Dank auszusprechen. —

Tabelle I.

Penicillium glaucum.

$CuSO_4$. Mol.-Gew. = 159,3. + 5 H_2O. Mol.-Gew. = 249,3.

Procentgehalt		Anzahl d. Lit., in denen 1 Gr.-Mol. gelöst ist	Pilzsporen von	Sichtbare Keimung	Decke	Fructification
Cu	$CuSO_4$ + 5 H_2O					
0,003	0,0124	2000	Reinkultur	nach 2 Tagen	nach 4 Tagen	nach 5 Tagen
0,03	0,124	200		„ 8 „	„ 14 „	„ 21 „
0,3	1,24	20		„ 14 „	„ 21 „	„ 2 Monat
0,6	2,5	10		„ 21 „	„ 2 Monat	„ 3 „
1,3	5	5		„ 21 „	„ 2 „	„ 3 „
3,2	12,5	2		„ 21 „	„ 2 „	„ 3 „
6,3	25	1		„ 1 Monat	„ 3—4 „	„ 4 „
8,3	33	0,750		„ 4 „	„ 5 „	„ 5 „

Aspergillus niger.

Cu	$CuSO_4$ + 5 H_2O	Anzahl d. Lit.	Pilzsporen von	Sichtbare Keimung	Decke	Fructification
0,0003	0,00124	20 000	Reinkultur	nach 2 Tagen	nach 4 Tagen	nach 6 Tagen
0,003	0,0124	2 000		„ 5 „	„ 8 „	„ 14 „
0,006	0,025	1 000		0		

Mucor mucedo.

Cu	$CuSO_4$ + 5 H_2O	Anzahl d. Lit.	Pilzsporen von	Sichtbare Keimung	Decke	Fructification
0,0003	0,00124	20 000	Reinkultur	nach 2 Tagen	nach 4 Tagen	nach 8 Tagen
0,003	0,0124	2 000		„ 8 „	„ 10 „	0
0,006	0,025	1 000		0		

Botrytis cinerea.

Cu	$CuSO_4$ + 5 H_2O	Anzahl d. Lit.	Pilzsporen von	Sichtbare Keimung	Decke	Fructification
0,0003	0,00124	20 000	Reinkultur	nach 1 Tag	nach 3 Tagen	nach 5 Tagen
0,003	0,0124	2 000		„ 5 Tagen	„ 8 „	„ 14 „
0,006	0,025	1 000		0		

Penicillium glaucum.

$CuC_4H_4O_6$. Mol.-Gew. = 211,5. in NaOH gelöst + Weinsäure.

Procentgehalt Cu	$CuC_4H_4O_6$	Anzahl d. Lit., in denen 1 Gr.-Mol. gelöst ist	Pilzsporen von	Sichtbare Keimung	Decke	Fructification
0,6	2	10	Reinkultur	nach 2 Tagen	nach 5 Tagen	nach 8 Tagen
1,3	4	5		„ 2 „	„ 5 „	„ 8 „
3,2	10,5	2		„ 4 „	„ 8 „	„ 21 „
6,3	21	1		„ 5 „	„ 10 „	„ 28 „

Aspergillus niger.

0,06	0,2	100	Reinkultur	nach 1 Tag	nach 3 Tagen	nach 4 Tagen
0,6	2	10		„ 3 Tagen	„ 5 „	„ 5 „
1,3	4	5		0		

Mucor mucedo.

0,006	0,02	1000	Reinkultur	nach 2 Tagen	nach 3 Tagen	nach 5 Tagen
0,03	0,1	200		„ 14 „	0	
0,06	0,2	100		0		

Botrytis cinerea.

0,06	0,2	100	Reinkultur	nach 1 Tag	nach 3 Tagen	nach 4 Tagen
0,6	2	10		„ 3 Tagen	„ 5 „	„ 7 „
1,3	4	5		0		

Penicillium glaucum.

$ZnSO_4$. Mol.-Gew. = 161. + 7 H_2O. Mol.-Gew. = 287.

Procentgehalt Zn	$ZnSO_4 + 7 H_2O$	Anzahl d. Lit., in denen 1 Gr.-Mol. gelöst ist	Pilzsporen von	Sichtbare Keimung	Decke	Fructification
0,003	0,015	2000	Reinkultur	nach 2 Tagen	nach 3 Tagen	nach 4 Tagen
0,03	0,15	200		„ 5 „	„ 8 „	„ 10 „
0,3	1,5	20		„ 8 „	„ 10 „	„ 14 „
0,65	2,87	10		„ 8 „	„ 21 „	„ 5 Woch.
1,3	5,7	5		„ 8 „	„ 21 „	„ 5 „
3,2	14,35	2		„ 8 „	„ 24 „	„ 5 „
6,5	28,7	1		„ 4 Wochen	„ 6 Woch.	„ 7 „
8,7	38	0,750		„ 2 Monat	„ 3 Monat	„ 3 Monat

Aspergillus niger.

$ZnSO_4$. Mol.-Gew. = 161. + 7 H_2O. Mol.-Gew. = 287.

Procentgehalt Zn	$ZnSO_4$ + 7 H_2O	Anzahl d. Lit., in denen 1 Gr.-Mol. gelöst ist	Pilzsporen von	Sichtbare Keimung	Decke	Fructification
0,003	0,015	2000	Reinkultur	nach 1 Tag	nach 3 Tagen	nach 4 Tagen
0,03	0,15	200		„ 5 Tagen	„ 8 „	„ 14 „
0,07	0,3	100		0		

Mucor mucedo.

Zn	$ZnSO_4$ + 7 H_2O	Anzahl d. Lit.	Pilzsporen von	Sichtbare Keimung	Decke	Fructification
0,0003	0,0015	20000	Reinkultur	nach 2 Tagen	nach 4 Tagen	nach 8 Tagen
0,003	0,015	2000		„ 5 „	„ 10 „	0
0,007	0,03	1000		0		

Botrytis cinerea.

Zn	$ZnSO_4$ + 7 H_2O	Anzahl d. Lit.	Pilzsporen von	Sichtbare Keimung	Decke	Fructification
0,0003	0,0015	20000	Reinkultur	nach 1 Tag	nach 3 Tagen	nach 5 Tagen
0,003	0,015	2000		„ 3 Tagen	„ 5 „	„ 8 „
0,03	0,15	200		„ 8 „	„ 14 „	„ 21 „
0,07	0,3	100		0 „		

Penicillium glaucum.

$NiSO_4$. Mol.-Gew. = 154,7. + 6 H_2O. Mol.-Gew. = 262,7.

Procentgehalt Ni	$NiSO_4$ + 6 H_2O	Anzahl d. Lit., in denen 1 Gr.-Mol. gelöst ist	Pilzsporen von	Sichtbare Keimung	Decke	Fructification
0,003	0,013	2000	Reinkultur	nach 2 Tagen	nach 4 Tagen	nach 8 Tagen
0,03	0,13	200		„ 4 „	„ 8 „	„ 21 „
0,3	1,31	20		„ 21 „	„ 2 Monat	„ 2 1/2 Mon.
0,6	2,62	10		„ 2 Monat	„ 4 „	„ 6 Monat
1,2	5,25	5		0		
2,9	13,13	2		0		

Aspergillus niger.

Ni	$NiSO_4$ + 6 H_2O	Anzahl d. Lit.	Pilzsporen von	Sichtbare Keimung	Decke	Fructification
0,0003	0,0013	20000	Reinkultur	nach 2 Tagen	nach 4 Tagen	nach 8 Tagen
0,003	0,013	2000		„ 8 „	„ 10 „	„ 21 „
0,006	0,026	1000		0		

Mucor mucedo.

$NiSO_4$. Mol.-Gew. = 154,7. + $6\ H_2O$. Mol.-Gew. = 262,7.

Procentgehalt Ni	Procentgehalt $NiSO_4 + 6\ H_2O$	Anzahl d. Lit., in denen 1 Gr.-Mol. gelöst ist	Pilzsporen von	Sichtbare Keimung	Decke	Fructification
0,0003	0,0013	20 000	Reinkultur	nach 2 Tagen	nach 4 Tagen	nach 8 Tagen
0,003	0,013	2 000	Reinkultur	„ 8 „	„ 10 „	0
0,006	0,026	1 000	Reinkultur	0		

Botrytis cinerea.

Procentgehalt Ni	Procentgehalt $NiSO_4 + 6\ H_2O$	Anzahl d. Lit., in denen 1 Gr.-Mol. gelöst ist	Pilzsporen von	Sichtbare Keimung	Decke	Fructification
0,0003	0,0013	20 000	Reinkultur	nach 2 Tagen	nach 4 Tagen	nach 6 Tagen
0,003	0,013	2 000	Reinkultur	„ 5 „	„ 10 „	„ 14 „
0,006	0,026	1 000	Reinkultur	0		

Penicillium glaucum.

$MnSO_4$. Mol.-Gew. = 151. + $5\ H_2O$. Mol.-Gew. = 241.

Procentgehalt Mn	Procentgehalt $MnSO_4 + 5\ H_2O$	Anzahl d. Lit., in denen 1 Gr.-Mol. gelöst ist	Pilzsporen von	Sichtbare Keimung	Decke	Fructification
0,055	0,24	200	Reinkultur	nach 1 Tag	nach 5 Tagen	nach 8 Tagen
0,545	2,4	10	Reinkultur	nach 1 Tag	nach 5 Tagen	nach 8 Tagen
1,1	4,8	5	Reinkultur	nach 1 Tag	nach 5 Tagen	nach 8 Tagen
2,78	12	2	Reinkultur	nach 4 Tagen	nach 8 Tagen	nach 8 Tagen
5,45	24	1	Reinkultur	„ 4 „	nach 8 Tagen	nach 8 Tagen
7,28	32	0,750	Reinkultur	„ 5 „	nach 8 Tagen	nach 8 Tagen
13,6	60	0,400	Reinkultur	„ 10 „	nach 17 Tagen	nach 25 Tagen

Penicillium glaucum.

$Fe_2(SO_4)_3$. Mol.-Gew. = 400. + $10\ H_2O$. Mol.-Gew. = 580.

Procentgehalt Fe	Procentgehalt $Fe_2(SO_4)_3 + 10\ H_2O$	Anzahl d. Lit., in denen 1 Gr.-Mol. gelöst ist	Pilzsporen von	Sichtbare Keimung	Decke	Fructification
0,29	3	20	Reinkultur	nach 2 Tagen	nach 10 Tagen	nach 16 Tagen
0,56	5,8	10	Reinkultur	„ 3 „	„ 21 „	„ 24 „
1,12	11,6	5	Reinkultur	„ 3 „	„ 30 „	„ 35 „
1,4	14,5	4	Reinkultur	0		

Penicillium glaucum.

$CdSO_4$. Mol.-Gew. = 208. + 4 H_2O. Mol.-Gew. = 280.

Procentgehalt Cd	Procentgehalt $CdSO_4 + 4 H_2O$	Anzahl d. Lit., in denen 1 Gr.-Mol. gelöst ist	Pilzsporen von	Sichtbare Keimung	Decke	Fructification
0,006	0,014	2000	Reinkultur	nach 3 Tagen	nach 6 Tagen	nach 8 Tagen
0,056	0,14	200		„ 3 „	„ 6 „	„ 21 „
0,112	0,28	100		„ 21 „	„ 24 „	„ 35 „
0,22	0,56	50		0		

Penicillium glaucum.

$CoSO_4$. Mol.-Gew. 154,74. + 7 H_2O. Mol.-Gew. = 280,74.

Procentgehalt Co	Procentgehalt $CoSO_4 + 7 H_2O$	Anzahl d. Lit., in denen 1 Gr.-Mol. gelöst ist	Pilzsporen von	Sichtbare Keimung	Decke	Fructification
0,003	0,014	2000	Reinkultur	nach 2 Tagen	nach 3 Tagen	nach 4 Tagen
0,03	0,14	200		„ 3 „	„ 7 „	„ 7 „
0,06	0,28	100		„ 5 „	„ 21 „	„ 28 „
0,12	0,56	50		0	–	

Penicillium glaucum.

$Pb(No_3)_2$. Mol.-Gew. = 330.

Procentgehalt Pb	Procentgehalt $Pb(NO_3)_2$	Anzahl d. Lit., in denen 1 Gr.-Mol. gelöst ist	Pilzsporen von	Sichtbare Keimung	Decke	Fructification
0,01	0,016	2000	Reinkultur	nach 2 Tagen	nach 4 Tagen	nach 4 Tagen
0,1	0,165	200		„ 4 „	„ 6 „	„ 8 „
1,03	1,65	20		„ 14 „	nur submerse Hyphen	
2,06	3,3	10		„ 14 „		
4,1	6,6	5		„ 21 „		
6,8	11	3		0		

Penicillium glaucum.

Tl_2SO_4. Mol.-Gew. = 504.

Procentgehalt Tl	Procentgehalt Tl_2SO_4	Anzahl d. Lit., in denen 1 Gr.-Mol. gelöst ist	Pilzsporen von	Sichtbare Keimung	Decke	Fructification
0,002	0,005	10000	Reinkultur	nach 2 Tagen	nach 3 Tagen	nach 5 Tagen
0,004	0,01	5000		„ 8 „	„ 14 „	0
0,01	0,025	2000		„ 21 „	„ 30 „	0
0,02	0,05	1000		0		

Penicillium glaucum.

$HgCy_2$. Mol.-Gew. = 252.

Procentgehalt Hg	Procentgehalt $HgCy_2$	Anzahl d. Lit., in denen 1 Gr.-Mol. gelöst ist	Pilzsporen von	Sichtbare Keimung	Decke	Fructification
0,001	0,00126	20000	Reinkultur	nach 1 Tag	nach 3 Tagen	nach 4 Tagen
0,002	0,0025	10000		„ 1 „	„ 4 „	„ 7 „
0,01	0,0126	2000		„ 3 Tagen	„ 14 „	„ 16 „
0,02	0,025	1000		„ 3 „	„ 21 „	„ 28 „
0,04	0,05	500		„ 14 „	„ 25 „	„ 28 „
0,1	0,126	200		0		

Penicillium glaucum.

$HgCl_2$. Mol.-Gew. = 271.

Procentgehalt Hg	Procentgehalt $HgCl_2$	Anzahl d. Lit., in denen 1 Gr.-Mol. gelöst ist	Pilzsporen von	Sichtbare Keimung	Decke	Fructification
0,001	0,00135	20000	Reinkultur	nach 3 Tagen	nach 4 Tagen	nach 6 Tagen
0,002	0,0027	10000		„ 3 „	„ 4 „	„ 7 „
0,01	0,0135	2000		„ 4 Woch.	„ 6 Woch.	„ 8 Woch.
0,02	0,027	1000		0		

Tabelle II.

Penicillicum glaucum.

	Anz d. Lit., in denen 1 Gr.-Molek. gelöst ist	Pilzsporen von	Sichtbare Keimung	Decke	Fructification
$CuSO_4$	200	2000	nach 1 Tag	nach 3 Tagen	nach 4 Tagen
"	10	200 2000	" 8 Tagen	" 10 "	" 14 "
"		200	" 10 "	" 16 "	" 18 "
"	5	10 200 2000	" 3 "	" 10 "	" 14 "
"		200	" 16 "	" 21 "	" 28 "
"	2	5 10 200 2000	" 5 "	" 21 "	" 21 "
"	1	2 5 10 200 2000	" 5 "	" 21 "	" 24 "
$ZnSO_4$	5	200	nach 8 Tagen	nach 21 Tagen	nach 35 Tagen
"	2	5 200	" 2 "	" 3 "	" 10 "
$HgCy_2$	200	500	nach 3 Tagen	nach 10 Tagen	nach 10 Tagen
"	50	200 500	" 8 "	" 14 "	" 14 "
"		500	0		
"	20	50 200 500	0		
$NiSO_4$	200	2000	nach 6 Tagen	nach 14 Tagen	nach 21 Tagen
"	10	200 2000	nach 3 Monaten	nach 4 Monaten	nach 4 Monaten
"		200	0		

Penicillium glaucum.

	Anz. d. Lit., in denen 1 Gr.-Molek. gelöst ist	Pilzsporen von	Sichtbare Keimung	Decke	Fructification
$NiSO_4$	5	10 200 2000	nach 3 Tagen	nach 14 Tagen	nach 14 Tagen
„		200	0		
„	2	5 10 200 2000	nach 3 Tagen	nach 7 Tagen	nach 21 Tagen
„	1	2 5 10 200 2000	„ 6 „	„ 14 „	0
$MnSO_4$	0,750	2	nach 2 Tagen	nach 5 Tagen	nach 6 Tagen
„	0,400	0,750 2	„ 8 „	„ 14 „	„ 21 „
„		2	„ 8 „	„ 14 „	„ 24 „
Tl_2SO_4	5000	10 000	nach 2 Tagen	nach 6 Tagen	nach 7 Tagen
„	1000	5 000 10 000	„ 2 „	„ 10 „	„ 10 „
„		10 000	„ 4 „	„ 11 „	„ 14 „
„	500	1 000 5 000 10 000	0		
$CdSO_4$	200	2000	nach 12 Tagen	nach 17 Tagen	nach 28 Tagen
„	50	200 2000	„ 8 „	„ 14 „	„ 14 „
„		200	„ 21 „	„ 24 „	„ 28 „
„	20	50 200 2000	„ 8 „	„ 15 „	0
„		200	0		
„	10	50 200 2000	„ 8 „	„ 15 „	0

Penicillium glaucum.

	Anz. d. Lit., in denen 1 Gr.-Molek. gelöst ist	Pilzsporen von	Sichtbare Keimung	Decke	Fructification
$CdSO_4$	5	50 200 2000	0		
$Fe_2(SO_4)_3$	5	10	nach 4 Tagen	nach 26 Tagen	nach 26 Tagen
"		5 10	" 4 "	" 30 "	" 30 "
"	4	5 5 10	0		
$HgCl_2$	2000	10000	nach 8 Tagen	nach 13 Tagen	nach 13 Tagen
"	1000	2000 10000	0		
$Pb(NO_3)_2$	200	2000	nach 4 Tagen	nach 6 Tagen	nach 8 Tagen
"	20	200 200 2000	" 14 "	0	
"	10	200 200 2000	" 14 "	0	
"	5	200 200 2000	" 14 "	0	
"	3	200 200 2000	0		
$CoSO_4$	200	2000	nach 14 Tagen	nach 19 Tagen	nach 29 Tagen
"	50	200 2000	" 5 "	" 11 "	" 11 "
"		200	" 28 "	" 35 "	0
"	20	50 200 2000	0		

Tabelle III.

Penicillium glaucum.

	Anz. d. Lit., in denen 1 Gr.-Molek. enthalten ist	Pilzsporen von	Sichtbare Keimung	Decke	Fructification
$CuSO_4$	5	$ZnSO_4$ 5 Liter	nach 4 Tagen	nach 5 Tagen	nach 10 Tagen
"	5	$NiSO_4$ 5 Liter	" 24 "	" 30 "	" 30 "
"	5	$CuSO_4$ 5 Liter	" 3 "	" 10 "	" 14 "
"	5	Reinkultur	" 21 "	nach 2 Monaten	nach 3 Monaten
$NiSO_4$	5	$CuSO_4$ 5 Liter	0		
"	5	$ZnSO_4$ 5 Liter	0		
"	10	$CuSO_4$ 5 Liter	nach 21 Tagen	nach 3½ Monaten	nach 5 Monaten
"	10	$ZnSO_4$ 5 Liter	" 21 "	" 4 "	" 5 "
"	5	$NiSO_4$ 5 Liter	" 3 "	" 14 Tagen	" 14 Tagen
"	10	Reinkultur	nach 2 Monaten	nach 4 Monaten	nach 6 Monaten
$ZnSO_4$	5	$CuSO_4$ 5 Liter	nach 4 Tagen	nach 10 Tagen	nach 21 Tagen
"	5	$NiSO_4$ 5 Liter	" 6 "	" 21 "	" 28 "
"	5	$ZnSO_4$ 5 Liter	" 2 "	" 3 "	" 8 "
"	5	Reinkultur	" 8 "	" 21 "	" 35 "
$CdSO_4$	10	$CuSO_4$ 5 Liter	nach 21 Tagen	nach 28 Tagen	nach 35 Tagen

Penicillium glaucum.

	Anz. d. Lit., in denen 1 Gr.Molek. enthalten ist	Pilzsporen von	Sichtbare Keimung	Decke	Fructification
$CdSO_4$	10	$ZnSO_4$ 5 Liter	nach 11 Tagen	nach 21 Tagen	„ 21 „
„	50	$NiSO_4$ 5 Liter	0		
„	10	$CdSO_4$ 50 Lit.	„ 8 „	„ 15 „	0
„	50	Reinkultur	0		
$HgCy_2$	200	$CuSO_4$ 5 Liter	nach 6 Tagen	nach 14 Tagen	nach 30 Tagen
„	200	$ZnSO_4$ 5 Liter	„ 10 „	„ 14 „	„ 30 „
„	200	$NiSO_4$ 5 Liter	0		
„	200	Reinkultur	0		
„	500	„	„ 14 „	„ 25 „	„ 28 „
„	50	$CuSO_4$ 5 Liter	0		
„	50	$ZnSO_4$ 5 Liter	0		
„	50	HgCy 200 Lit.	„ 8 „	„ 14 „	„ 14 „
$CoSO_4$	50	$CuSO_4$ 5 Liter	0		
„	50	$ZnSO_4$ 5 Liter	0		
„	50	$NiSO_4$ 5 Liter	0		
„	50	$CoSO_4$ 200 Lit.	nach 5 Tagen	nach 11 Tagen	nach 11 Tagen
„	50	Reinkultur	0		

Tabelle IV.

Penicillium glaucum.

	Nährmedien, welchen der Reihenfolge nach die Generationen der verwendeten Pilzsporen entstammen [1]	Concentrationsstärken d. $CuSO_4$ haltigen Nährmedien (in Litern), auf welche die Pilzsporen übertragen wurden	Sichtbare Keimung	Decke	Fructification
1	200 Liter Reinkultur	5 (isot. 2 Lit.)	nach 14 Tagen	nach 21 Tagen	nach 28 Tagen
2	$CuSO_4$ 200 Liter 200 „ 200 „ 200 „ 200 „	5 (isot. 2 Lit.)	„ 3 „	„ 21 „	„ 21 „
3	$CuSO_4$ 10 „ 200 „	5 (isot. 2 Lit.)	„ 2 „	„ 10 „	„ 21 „
4	$CuSO_4$ 5 „ 10 „ 200 „	5 (isot. 2 Lit.)	„ 2 „	„ 4 „	„ 21 „
5	200 Liter Reinkulter	2	„ 8 „	„ 21 „	„ 25 „
6	$CuSO_4$ 200 Liter 200 „ 200 „ 200 „ 200 „	2	„ 5 „	„ 21 „	„ 21 „
7	$CuSO_4$ 5 „ 200 „	2	„ 2 „	„ 10 „	„ 21 „
8	$CuSO_4$ 2 „ 5 „ 200 „	2	„ 2 „	„ 5 „	„ 21 „

1) Sämmtliche Kulturen sind isotonisch 2 Liter.

Tabelle V.

Penicillium glaucum.

A.

	Concentrationsstärke d. $CuSO_4$-Kultur, welcher die Sporen entstammen	Nährmedium, auf welches diese Sporen übertragen wurden	Sichtbare Keimung	Decke	Fructification
1	5 Liter[1])	$CuSO_4$ 5 Liter	nach 2 Tagen	nach 5 Tagen	nach 10 Tagen
2	5 Liter[1])	isotonische Nährlösung	„ 1—2 „	„ 3 „	„ 5 „

B.

	Nährmedien, welchen der Reihenfolge nach die Generationen der verwendeten Pilzsporen entstammen[2])	Concentrationsstärken d. $CuSO_4$ haltigen Nährmedien (in Litern), auf welche die Pilzsporen übertragen wurden	Sichtbare Keimung	Decke	Fructification
1	Reinkultur	5	nach 21 Tagen	nach 2 Monaten	nach 3 Monaten
2	Reinkultur $CuSO_4$ 5 Liter	5	„ 10 „	nach 21 Tagen	nach 24 Tagen
3	Reinkultur Reinkultur $CuSO_4$ 5 Liter	5	„ 14 „	„ 30 „	„ 40 „
4	Reinkultur Reinkultur Reinkultur $CuSO_4$ 5 Liter	5	„ 20 „	nach 2 Monaten	nach 2½ Monaten

1) Diese hier verwendeten Sporen sind den in Tab. IV, 4 angegebenen Kulturen entnommen.

2) Sämmtliche Reinkulturen waren mit einer $CuSO_4$ Lösung 5 Liter isotonisch.

Die grünen Halbschmarotzer. IV.

Nachträge zu *Euphrasia, Odontites* und *Alectorolophus*. Kritische Bemerkungen zur Systematik letzterer Gattung.

Von

E. Heinricher.

Mit Tafel IV u. V.

I. Kulturversuche mit *Euphrasia*.

A. Zur Frage nach der Wirthsauswahl.

Durch Kulturversuche mit drei *Euphrasia*-Arten habe ich die schon im ersten Hefte dieser Studien[1]) geäusserte Ansicht, dass die Auswahl der Nährpflanzen seitens dieser Parasiten keine weitgehende sei, auf breiterer Grundlage bewiesen[2]). Nur liess ich die Frage noch offen, ob nicht vereinzelten Pflanzen, wegen der qualitativen Eigenschaft ihrer Säfte, die Eignung, als Wirthe den Euphrasien dienen zu können, abgehe. Diesbezüglich wurde auf die Euphorbien und Pflanzen mit reichem Gehalt an oxalsaurem Kali hingewiesen.

Zur Entscheidung dieser Frage wurden 1898 folgende Versuche eingeleitet:

In zwei Holztröge von $^1/_4$ m Breite, $^2/_3$ m Länge, deren Innenraum mit Erde beschickt und in je zwei gleiche Versuchsfelder getheilt war, wurden am 4. März 1898 angebaut:

Trog I. Samen der *Euphrasia Rostkoviana*, auf dem einen Felde untermengt mit jenen der *Euphorbia Peplis*, auf dem andern mit solchen der *Euphorbia Engelmanni*.

Trog II. Samen der *Euphrasia Rostkoviana*, auf dem einen Felde mit *Rumex acetosella*, auf dem andern mit *Oxalis stricta*.

---

1) Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXI, H. 1, p. 108.

2) Ebendort, Bd. XXXII, H. 3, p. 389 u. f.

In Trog I blieb *Euphorbia Engelmanni*, in Trog II *Rumex acetosella* aus; die Versuche beschränken sich also auf *Euphorbia Peplis* und *Oxalis stricta* als Wirthspflanzen.

Kultur auf *Euphorbia Peplis* L. Mitte April keimten Parasit und Wirth in genügender Anzahl. Am 16. Mai zeigten kräftige, zwischen den Euphorbien stehende Euphrasien 4 Laubblätterpaare. Am 25. Mai notirt das Tagebuch, dass die randständig neben den Euphorbien stehenden Euphrasien kräftiger gedeihen, als die zwischen den Euphorbien aufgegangenen (Lichtentzug durch den Wirth). Am 6. Juni hatten die Euphrasien 6 Laubblätterpaare. Am 12. Juni wurde beobachtet, dass die bisher kräftigen Euphrasien eine starke Krümmung der Gipfelknospe nach abwärts zeigten. Bei einer berührte in Folge dieser Krümmung der Vegetationspunkt des Sprosses den Boden. Es zeigte sich, dass die Euphrasien stark von Aphiden befallen seien, und sind diese Krümmungen zweifellos auf den schädlichen Einfluss dieser zurückzuführen[1]). Am 14. Juli war der Gipfelspross der eben erwähnten Pflanze wieder geotropisch emporgerichtet; aus den Achseln der Laubblätter entsprangen reichlich Seitensprosse. Am 22. Aug. waren zwei der auf *Euphorbia* kultivirten Euphrasien in Blüthe. Das eine Exemplar hatte einen auffallend gedrungenen Haupttrieb (Wirkung der Aphiden), mit 22 lebenden Blätterpaaren und 3 in Entwickelung begriffenen Seitentrieben. Das zweite war höher und besass 6 Seitentriebe. Am 21. Octbr. (nach der Ferienreise) wurde auch jenes *Euphrasia*-Individuum in Blüthe angetroffen, das früher die stärkste Deformation des Haupttriebes aufgewiesen hatte. Die Seitensprosse hatten sich normal entwickelt und geblüht.

Kultur auf *Oxalis stricta* L. Parasit und Wirth gehen gleichzeitig auf, wie in der vorbesprochenen Kultur. 16. Mai: Die Euphrasien neben den *Oxalis*-Pflanzen entwickeln sich eher kräftiger, als jene auf *Euphorbia Peplis*; sie sind in der Bildung des 4. Laubblattpaares begriffen. 25. Mai: Wieder die Euphrasien dieser Kultur kräftiger. Um eine einzelne *Oxalis*, die wahrscheinlich in Folge der parasitischen Ausbeutung zurückbleibt, stehen 8 Euphrasien mit 4 voll entwickelten Laubblätterpaaren. Sehr bemerkenswerth

1) Ueber partielle Deformationen kultivirter Euphrasien, die durch Aphiden verursacht waren, wird schon in „Die grünen Halbschmarotzer. II" p. 400 berichtet. Schon dort war ich geneigt, die Aphiden als Urheber anzusehen, doch liess ich noch die Möglichkeit offen, dass die Säfte gewisser Nährpflanzen solche Wirkungen üben könnten. Letztere Auffassung habe ich nunmehr definitiv fallen gelassen.



sind die chlorotischen Erscheinungen der abseits von einem Wirth stehenden Euphrasien. Diese haben auch erst das 2. Laubblattpaar angelegt. 4. Juni: Die stärkste *Euphrasia* ist in der Entwickelung des 7. Laubblattpaares begriffen; auch sind Seitenknospen schon erkennbar. Später aufgegangene *Oxalis*-Pflänzchen werden durch den Parasiten im Wachsthum augenfällig zurückgehalten. 12. Juni: Auch in dieser Kultur treten Aphiden auf den Euphrasien auf, und erscheinen die früher besprochenen Krümmungen der Trieb-Gipfel. 14. Juli: Die Euphrasien stehen sehr kräftig; bis 15 Laubblätterpaare werden gezählt, Verzweigung ist reichlich eingetreten, auch die Anlage der ersten Blüthenknospen wird beobachtet. 6. Aug.: Einige sehr kräftige Pflanzen mit bis 16 Seitensprossen stehen in reicher Blüthe.

Es gelang also *Euphrasia Rostkoviana* sowohl auf *Euphorbia Peplis* als auch auf *Oxalis stricta*, als beigegebenen Wirthspflanzen, aufzuziehen und zur Blüthe zu bringen. Die Pflanzen auf *Oxalis stricta* waren sogar sehr kräftig; die minder kräftige Entwickelung der auf *Euphorbia* gewachsenen ist wohl berechtigter auf die Schädigung, welche die Pflanzen durch die hier stärker aufgetretenen Aphiden erfahren, als auf eine Wirkung der Wirthspflanze zurückzuführen. Hiermit ist ein weiterer Beleg für das Fehlen einer Wirthsauswahl bei *Euphrasia* erbracht, der sich in dieser Hinsicht aber sicherlich auch die Mehrzahl der grünen, halbparasitischen Rhinanthaceen anschliesst.

B. Dichtsaat-Kultur und Einzel-Kultur der *Euphrasia Rostkoviana* Hayne ohne Wirth.

In dem zweiten Hefte der Studien über die grünen Halbschmarotzer habe ich *Euphrasia Rostkoviana* als Gegenstück der *Euphrasia minima* hingestellt, letztere als eine relativ selbstständig entwickelungsfähige Art, die eventuell auch ohne parasitischen Nahrungszuschuss, als Zwergpflanze, ihren Lebenslauf vollenden kann, bezeichnet, hingegen *Euphrasia Rostkoviana* einen sehr ausgeprägten Parasiten, der geringer eigener Ernährungsthätigkeit fähig sei, genannt.

Die Veranlassung zu dieser Beurtheilung der *Euphrasia Rostkoviana* gab eine Dichtsaatkultur derselben, ohne Wirth, wo nur die parasitische Ausnutzung der Artgenossen untereinander möglich

war. Von 80—90 anfänglich in der Kultur vorhandenen Pflanzen war unter diesen Versuchsbedingungen nur eine zur Bildung einer Blüthe gelangt, während unter den gleichen Verhältnissen bei *Euphrasia stricta* eine Kultur, die ursprünglich 70 Pflanzen zählte, 9 blühende Pflanzen ergab, bei der noch viel mehr selbstständig ernährungsfähigen *Odontites verna* der Procentsatz der zur Blüthe gelangenden Exemplare aber ein noch viel höherer ist (vergl. diesfalls auch die Ausführungen in dieser Abhandlung, Abschnitt III).

Dieser meiner Auffassung und meinen Versuchsergebnissen entsprachen nicht ganz diejenigen, welche v. Wettstein bei der Kultur der *Euphrasia Rostkoviana* gewonnen hatte. Er berichtete, dass auch diese *Euphrasia*-Art ohne Wirth, wenn auch als Zwergpflanze, bis zur Blüthenbildung zu gelangen vermag[1]). Ich prüfte die Art deshalb noch in zwei Kulturen, die nachstehend mitgetheilt seien.

a) Dichtsaat auf Flusssand ohne beigegebenen Wirth.

Der Topf wurde am 4. März 1898 mit dem Samen der *Euphrasia Rostkoviana* beschickt. Am 24. März gingen die ersten Keimlinge auf. 12. April: 10 Pflänzchen bilden den Bestand (das geringe Aufgehen von Keimlingen ist eine Folge zu spät erfolgter Aussaat). 4. April: Von den ursprünglich vorhandenen 10 Pflanzen leben noch 9, inzwischen sind auch einige weitere Keimpflänzchen erschienen. Zwei der 9 älteren Pflanzen sind relativ stark; sie sind in der Entwickelung des 5. Laubblattpaares begriffen, erreichen aber doch kaum über 1 cm Höhe. Keines der vorhandenen Pflänzchen ist auffallend chlorotisch. 14. Juli: Es leben in der Kultur noch drei Pflanzen; zwei davon sind verhältnissmässig kräftig. Sie haben 10 Laubblätterpaare, sind aber nur 1,5 cm hoch. 15. Aug.: Eine der vorerwähnten Pflanzen gelangte zur Entfaltung einer Blüthe.

b) Einzelkultur in mit Flusssand beschickten Töpfchen.

10 kleine Töpfe wurden mit sterilisirtem Flusssand gefüllt und am 2. März mit je 2—3 Samen der *Euphrasia Rostkoviana* beschickt. Letzteres geschah wegen der erkannten, ungleichzeitig erfolgenden

1) Zur Kenntniss der Ernährungsverhältnisse von *Euphrasia*-Arten. Oesterr. Botan. Zeitschr., Jahrg. 1897, No. 9, p. 4 u. 5.

Keimung der meisten Rhinanthaceen-Samen. In der That ging in keinem Topfe mehr als ein Keimling auf, und auch dieses Resultat wurde nur in 5 Töpfen erzielt. Ferner erschien nur ein Keimling 1898, alle übrigen erst 1899. Das Verhalten der fünf isolirt wachsenden Pflänzchen war folgendes:

1. Keimung den 8. April 1898. 12. Juni: Das 4. Laubblattpaar wird erkennbar. 27. Juni: Die Kotyledonen sterben ab. 27. Juli: Pflanze abgestorben.

2. Keimung 22. Febr. 1899. Den 2. April wird das 1., den 14. Mai das 3. Laubblattpaar erkennbar. Alle Blätter sind dichtgedrängt gestellt und machen den Eindruck des Unentwickelten. 21. Mai: Die Pflanze kränkelt sichtlich. 4. Juni: Pflanze abgestorben.

3. Keimung 22. Febr. 1899. 2. April: 2. Laubblattpaar, 14. Juni: 5. sichtbar; Internodien erkennbar, etwa 1,5 mm lang. Ein Kotyledo beginnt abzusterben. 12. Juni: Kotyledonen und die folgenden zwei Blätterpaare abgestorben. Das 7. Laubblattpaar zeigt sich. 14. Juli: Drei weitere Blattpaare sind abgestorben, am Leben sind vier, ein weiteres wird entwickelt. Die Blätter erscheinen zwergig, stehen gestaucht und sind stark chlorotisch. 30. Aug.: Die Pflanze ist abgestorben.

4. Keimung 28. Febr. 1899. 2. April: Das 1. Laubblattpaar ist entwickelt, das Pflänzchen zeigt ausgesprochene Chlorose. 27. April: 2. Laubblattpaar erkennbar. 14. Mai: Pflanze ziemlich unverändert, 20. Mai: abgestorben.

5. Keimung 3. März 1899. 2. April: 1. Laubblattpaar entwickelt, Pflanze röthlich gefärbt. 27. April: 2. Laubblattpaar. 6. Mai: Pflanze abgestorben.

Ueberblicken wir die Ergebnisse beider Kulturen, so ergiebt sich rücksichtlich der Dichtsaat-Kultur, dass gegenüber der in Mittheilung II besprochenen, wo von 80—90 Pflänzchen nur eins zur Blüthe kam, in dieser zweiten Kultur schon von 10 aufgegangenen *Euphrasia Rostkoviana* eine zur Blüthe gelangte. Möglicher Weise ist dieses zum Theil abweichende Ergebniss auf das der ersten Kultur gegenüber verschiedene Substrat, bezw. auf eine dadurch bedingte, in dem einen Falle schwerere, in dem andern leichtere Gewinnung der nöthigen Nährsalze zurückzuführen. Bei der ersten Kultur wurde Gartenerde, bei der zweiten Flusssand benutzt. Auch ist die Verschiedenheit des Saatgutes, die abhängig ist von den Ernährungsverhältnissen der Pflanzen, welche

dasselbe liefern, zu berücksichtigen, auf welchen Factor wir noch wiederholt werden hinweisen müssen.

Von den fünf einzeln gezogenen Pflanzen gelangte keine zur Blüthe. Die Lebensdauer variirte von 2—6 Monaten. Letztere erreichte die unter 3. besprochene Pflanze, deren Entwickelung auch am weitesten vorschritt. Es weist dies auf ziemlich weitgehende individuelle Abweichungen hin, die zum Theil in der verschiedenen Ausstattung der einzelnen Samen mit Reservestoffen ihre Begründung finden mögen.

Im ganzen bestätigen aber auch die hier mitgetheilten Versuche den auf Grund früherer, in der 2. Abhandlung über die grünen Halbschmarotzer gethanen Ausspruch, dass *Euphrasia Rostkoviana* einer sehr geringen eigenen Ernährungsthätigkeit fähig sei.

C. Kultur der *Euphrasia minima* Jacq. Nochmals über die Bedeutung der Chlorose.

Euphrasia minima wurde in ihrem Verhalten gleichfalls schon in meiner zweiten Abhandlung eingehender geschildert und insbesondere hervorgehoben, dass diese Art relativ selbstständig entwickelungsfähig ist, und ziemlich häufig ohne jeglichen Parasitismus, in Form verzwergter Exemplare, zur Blüthenbildung gelangt. Geringer parasitisch erworbener Nahrungszuschuss erlaubt schon eine kräftigere Entwickelung; unter günstigen Verhältnissen kann sie relativ sehr ansehnliche Grösse erreichen.

Zweck der Kulturen war, die *Euphrasia minima* in Einzel-Exemplaren in Töpfen zu ziehen, um so jedem Einwurf zu begegnen, dass in meiner ersten Kultur im Freilande die zwergigen, blühenden Exemplare doch vielleicht irgendwo einen Wirth, bezüglich die Wurzel eines solchen ergriffen haben mochten; ferner wollte ich sehen, wie sich diese *Euphrasia*-Art bei einer Dichtsaat ohne Wirth verhält. Die in Aussicht genommenen Ziele wurden nicht vollständig erreicht; vor allem gingen die einzeln in 9 Töpfen ausgelegten Samen nicht auf, und die relativ geringe Zahl aufgehender Pflänzchen liess auch keine rechte Dichtsaat-Kultur erstehen. Anderer Momente wegen schildere ich die beabsichtigte Dichtsaat-Kultur bezw. ihre Ergebnisse doch kurz.

Die Aussaat der Samen erfolgte in grosser Zahl in einem mit Flusssand gefüllten Holztrog am 4. März 1898. Am 20. April

desselben Jahres erschienen die ersten Keimlinge, bis 4. Mai wurden 20 gezählt. Den 16. Mai war bei den stärksten Pflänzchen das 3. Laubblattpaar erkennbar. 25. Mai: Die schon am 16. Mai notirte Chlorose war bei einigen Pflanzen sehr hervortretend, andere erschienen dunkel, röthlich gefärbt. Die stärkste Pflanze entwickelt das 5. Laubblattpaar. 4. Juni: Der Bestand hat sich in der Zeit durch Nachkeimungen auf 27 Individuen erhöht. Die stärkste Pflanze zählt 6 Blätterpaare. Ein isolirt stehendes Exemplar zeigt keine Chlorose, ebenso die stärkste Pflanze, welche in einer Gruppe von 5 anderen steht. 14. Juli: 20 Pflanzen noch vorhanden, einzelne sind schon abgestorben. Im allgemeinen stehen die Pflanzen schlecht, die meisten sind mehr minder chlorotisch. Am schlechten Zustande ist wesentlich die Besiedelung mit Aphiden schuld; auch hier treten Stengelverkrümmungen auf, offenbar durch jene veranlasst, wie in den gleichzeitig und benachbart gezogenen Kulturen der *Euphrasia Rostkoviana*. Die Pflanzen gingen darauf bald ein, ohne dass unter ihnen eine zur Blüthe gelangt wäre. Besseren Erfolg in der Hinsicht ergaben die Pflanzen, die in der gleichen Kultur 1899 aufgingen.

1899. Die Kultur ist stark vermoost. Am 20. März werden zahlreiche Keimlinge wahrgenommen. An einer Stelle, wo die Moosdecke nicht stark entwickelt ist, stehen 25 Keimlinge in dichter Drängung. Die Moosdecke hindert offenbar das Hervorbrechen der Keimlinge. Verstreut und isolirt finden sich noch viele Keimlinge. 6. April: Frosttage, die Ende März eingetreten waren und die üppig aufgegangenen Kulturen von *Euphrasia Salisburgensis* von *Polygala* etc. vernichtet haben, sind an den Keimlingen der *E. minima*, ohne Schaden zu stiften, vorübergegangen. Ihre Anpassung an alpines Klima hat sie dabei bewiesen[1]). Das stärkste Pflänzchen entwickelt das 2. Laubblattpaar, das deutlich Chlorose zeigt. 27. April: Eine vollkommen isolirt stehende Pflanze blüht; die Blüthe hat sich aus der Achsel eines der Laubblätter des 2. Paares entwickelt. Die Pflanze ist zwergig; der ganze oberirdische Spross hat 1 cm Höhe, davon entfällt die grössere Hälfte auf die grosse, gut entwickelte Blüthe. 11. Mai: Solcher isolirt stehender Zwergpflänzchen, die keinen parasitisch erworbenen Nahrungszuschuss erhalten haben, blühen neuerdings sechs. 14. Juli: Es

---

1) Auch den Kulturen von *Bartschia alpina* brachte der Frost keinen Schaden, während die *Alectorolophus* in grösserer Zahl eingingen.

blühen zur Zeit auch viele kräftigere Pflanzen von *Euphrasia minima*, die eine Höhe von 8—12 cm erreichen. Diese stärkeren Pflänzchen haben sich zum Theil unter parasitischer Ausnützung anstehender Artgenossen entwickelt, theils fanden sie durch die Ansiedelung einzelner schwacher Pflänzchen von *Oxalis stricta* Gelegenheit, diese parasitisch auszunützen.

Diese Kultur der *Euphrasia minima* bestätigt zum Theil die Erfahrungen, welche bei den in der Abhandlung II besprochenen Kulturen gewonnen wurden, und den dort gethanen Ausspruch, dass *E. minima* eine relativ noch selbstständig entwickelungsfähige Art sei und der Bedarf an parasitisch gewonnenem Nahrungszuschuss ein verhältnissmässig bescheidener sei. In der That kamen sehr viele der isolirt stehenden Pflänzchen ohne Parasitismus bis zur Blüthenbildung, und schon geringe Gelegenheit, auch durch Parasitismus einen Nahrungsbeitrag zu erwerben, fördert die Individuen in ihrer Entwickelung augenfällig.

Hingegen stimmt in einer Beziehung das Ergebniss dieser Kultur der *Euphrasia minima* mit jenem der früheren nicht, und da in dieser Hinsicht auch bei *Euphrasia Rostkoviana* und anderen inzwischen gezogenen Rhinanthaceen Beobachtungen vorliegen, die eine theilweise veränderte Auffassung der Sachlage bedingen, war dies in erster Linie der Grund, warum der Verlauf dieser Kultur von *Euphrasia minima* hier eingehender mitgetheilt wurde. Die Sache betrifft die Erscheinung der Chlorose und ihre Bedeutung. P. 407 der Abhandlung „Die grünen Halbschmarotzer. II" sagte ich: „Für alle Kulturen der *Euphrasia minima* wäre aber noch hervorzuheben, dass die Pflänzchen alle intensiv grün gefärbt waren, und die bei Kulturen ohne Wirthe, bei *E. Rostkoviana* besonders, aber auch an *E. stricta* nicht selten, so hervortretenden Erscheinungen der Chlorose fehlten"[1]). Anders war es diesbezüglich in der voranstehend beschriebenen Kultur, insbesondere bei den 1898 aufgegangenen Pflanzen (vergl. p. 270). Im Gegensatze dazu fand ich bei früheren, wirthslosen Kulturen der *Euphrasia Rostkoviana* Chlorose sehr ausgeprägt und reich auftreten, während sie in den in dieser Abhandlung besprochenen, späteren (vergl. p. 268) ganz zurücktrat. In meiner genannten

1) Weiteres p. 443.

zweiten Abhandlung widmete ich einen eigenen Abschnitt der „Bedeutung der chlorotischen Erscheinungen". Ein Theil der dort geäusserten Ansichten ist zwar richtig und die Neigung zur Chlorose bleibt ein sehr charakteristisches Merkmal der Halbschmarotzer, aber einige der dort aufgestellten Sätze sind entschieden zu weit gehend und haben sich durch weitere, mehrjährige Kulturerfahrungen als unhaltbar erwiesen. So sagte ich p. 443: „Meinen Erfahrungen nach geht die Erscheinung der Chlorose parallel mit dem Ausprägungsgrad des Parasitismus; d. h. je unbedingter die parasitische Ernährung zur Vollendung des Lebenscyklus nothwendig ist, umso prägnanter tritt, bei mangelnder solcher Ernährung, die Erscheinung der Chlorose auf." Und p. 408: „Die chlorotischen Erscheinungen sind demnach gewissermassen als Indicator für die Vorgeschrittenheit des Parasitismus bei den einzelnen Arten verwendbar."

Die Erfahrung zeigte, dass auch aus Samen von Arten, welche rücksichtlich des Parasitismus als vorgeschrittene, ausgeprägte bezeichnet werden müssen, Keimlinge hervorgehen, welche in dem einen Fall keine Neigung zur Chlorose verrathen, in dem andern Falle aber einen beträchtlichen Procentsatz chlorotischer Pflanzen liefern *(Euphrasia Rostkoviana)*. Ebenso zeigte es sich aber, dass die in ihrem Parasitismus bescheidene, ziemlich weitgehend eigener Ernährungsthätigkeit fähige *Euphrasia minima* das eine Mal keine zur Chlorose neigende Pflanzen liefert, das andere Mal aber auch bei dieser die Chlorose zahlreicher hervortreten kann. Mit andern Worten: das Saatgut verhält sich bei derselben Art sehr verschieden; offenbar erhalten die Samen in dem einen Falle ausreichende Mengen Eisen als Reservevorrath mit, das andere Mal sehr spärliche. Dies wird von den diesbezüglich mehr oder minder günstigen Lebensverhältnissen der Samen producirenden Pflanzen abhängen, und wesentliche Unterschiede herrschen da nicht zwischen parasitisch mehr oder minder ausgeprägten Arten. Keinesfalls kann die Chlorose allein als Indicator für die Vorgeschrittenheit des Parasitismus gelten. Auch ist es nicht nothwendig, dass die Chlorose bei wirthsloser Kultur in späteren Entwickelungsstadien der Pflanze eintritt. Ist der im Samen aufgespeicherte Eisenvorrath ein grösserer, so unterbleibt die Chlorose, weil der mangelhafte Bezug auch der übrigen Nährsalze eine ge-

deihliche Entwickelung hemmt, und für die gestattete Entwickelung das vorhandene Eisen ausreicht.

Ausser der Abhängigkeit, in welcher die chlorotischen Erscheinungen von dem Plus oder Minus der im Samen miterhaltenen Eisenmengen stehen, ist aber ohne Zweifel eine solche auch von den Bodenarten vorhanden. Das Studium der grünen Halbschmarotzer hat zu der wohl gut begründeten Auffassung geführt, dass bei den meisten derselben der Parasitismus die Beschaffung der rohen Nährstoffe bezwecke, während der assimilationstüchtige Chlorophyllapparat die selbstständige Erzeugung des benöthigten plastischen Materials besorgt. Dieser Erwerb der Nährsalze durch Einbruch wird um so nothwendiger — je mehr die normale Wurzelthätigkeit, die Ausbildung der zur Wasser- und Nährsalzaufnahme dienenden Wurzelhaare, rückgebildet erscheint. Ist dies in hohem Maasse der Fall, ist die Art eine parasitisch vorgeschrittenere, so wird die Qualität des Bodens von geringer Bedeutung sein; die Erscheinung der Chlorose wird bei den wirthslos aufgehenden Keimen wesentlich in gleicher Weise auftreten, ob der Boden reicher oder ärmer an Eisen ist, die Wurzelthätigkeit kommt in dem Falle nicht in Betracht. Das Chlorotischwerden oder Nicht- hängt in dem Falle ganz ab von dem grösseren oder geringeren Reservevorrath, den der Same an Eisen und überhaupt an Nährsalzen miterhalten hat.

Anders verhält es sich bei parasitisch minder vorgeschrittenen Arten, die noch einen höheren Grad selbstständiger Ernährungsfähigkeit besitzen, deren normale Wurzelthätigkeit noch nicht ganz rückgebildet ist, die in grösserem oder minderem Maasse die Fähigkeit besitzen, Wurzelhaare zu bilden, wie solches von mir für *Euphrasia minima* und *Odontites verna* gezeigt wurde. Hier kommen für das Auftreten der Chlorose auch die Bodenverhältnisse in Betracht, der grössere oder mindere Eisengehalt, oder die schwierigere oder leichtere Erschliessbarkeit des Eisens. So werden die in einem späteren Abschnitte zu besprechenden Kulturen zeigen, dass die relativ leicht ohne Wirth sich entwickelnde *Odontites verna*, die im allgemeinen auch geringe Neigung zur Chlorose verräth, auf noch wenig zersetztem, humosem Boden kultivirt, meist die Erscheinung der Chlorose zeigt, auf Sandboden aber viel seltener. Erst in späteren Entwickelungsstufen, wenn der Humus mehr verrottet ist, geht die Chlorose zurück. Vermuthlich ist im Sandboden

der Pflanze das Eisen in leichter zugänglicher Weise dargeboten als im wenig verrotteten Humus.

Die weniger ausgeprägten Parasiten, die zur Aufnahme von Nährsalzen aus dem Boden durch ausreichende Bildung von Wurzelhaaren befähigt sind, bei denen das Auftreten oder Nichtauftreten, sowie der Grad der chlorotischen Erscheinungen von der Qualität des Bodens abhängig ist, müssten, um vergleichbare Resultate zu erhalten, auf jeweils gleichen, in ihrer Zusammensetzung genau bekannten Bodenarten kultivirt werden.

II. Weitere Beiträge zur Kenntniss der Gattung *Alectorolophus*.

Im Nachstehenden ergänze ich die über diese *Rhinanthaceen*-Gattung in meiner II. Studie über „die grünen Halbschmarotzer“ bereits veröffentlichten Mittheilungen nach einigen Richtungen, welche durch die Abschnitts-Ueberschriften gekennzeichnet werden.

A. Eignung der Dikotyledonen als Wirthspflanzen.

Koch[1]) bezeichnet die *Monokotyledones* als diejenigen, welche für die Ernährung der *Alectorolophus*-Arten fast ausschliesslich in Betracht kommen. L. c.[2]) sagte ich darauf bezugnehmend: „Mit Rücksicht auf die Standortsverhältnisse der *Alectorolophus*-Arten wird dies meistentheils zutreffen; hinsichtlich ihrer Leistungsfähigkeit als Wirthe dürften aber die Dikotylen zur Ernährung der Klappertopfarten ebenso geeignet sein, wie dies im Vorausgehenden eingehend rücksichtlich der Euphrasien gezeigt wurde.“ Durch Kulturversuche konnte ich damals diese Anschauung jedoch nicht stützen. Um sie auf ihre Stichhaltigkeit zu prüfen, wurden die nachstehend zu schildernden Freiland-Kulturen von drei *Alectorolophus*-Arten eingeleitet.

1. *Alectorolophus ellipticus* Hausskn.

Diese ausserordentlich gut charakterisirte, alpine und subalpine, an den Gehängen der Nordkette ober Innsbruck (Höttingergraben)

1) Zur Entwickelungsgeschichte der Rhinanthaceen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XX, 1889, p. 33.

2) p. 420.

vorkommende Art wurde auf zwei gleich grossen Versuchsfeldern angebaut. Die verwendeten Samen waren 1897 gesammelt worden.

1. Versuchsfeld. Am 26. März 1898 werden die Samen des Parasiten untermengt mit solchen des *Origanum vulgare* L., welches als Wirth zu dienen bestimmt war, ausgesät. Letztere keimten im Laufe des August 1898, diejenigen des Parasiten, wie das nach den vorliegenden Erfahrungen zu erwarten war[1]), erst im Frühlinge 1899.

Die ersten Keimlinge wurden am 6. April bemerkt, ihre Zahl hat auch später nur bescheiden zugenommen. 27. April: Mehrere *Alectorolophus* sind vorhanden, zum Theil haben sie schon das 2. Laubblattpaar gebildet. *Origanum* deckt auch nicht das ganze Kulturfeld, sondern geht in einzelnen, buschigen Gruppen auf. 11. Mai: Einige kräftige Pflanzen stehen an oder zwischen den *Origanum*-Stöcken. 5. Laubblattpaar entwickelt. 21. Mai: Acht Paare von Laubblättern, die in den *Origanum*-Büschen steckenden Parasiten strecken ihre Internodien stärker. 2. Juni: Ein randständiges *Alectorolophus*-Exemplar hat 10 Blätterpaare; Seitensprossanlagen noch nicht bemerkbar. 24. Juni: Die Pflanzen stehen noch zurück gegenüber jenen der Graskultur im Versuchsfelde 2. Das Lichtbedürfniss des Parasiten scheint gross zu sein, die Wirthspflanze entwickelt sich zu üppig. Sehr frisch ist ein *Alectorolophus*, der mehr minder abseits vom Wirthe steht und 12 Blätterpaare trägt. Unmittelbar neben dem Wirth stehen viel stärkere, aber sie leiden theils unter der Beschattung des *Origanum*, theils unter den Angriffen von *Helix*, welche in den *Origanum*-Büschen ein gutes Versteck findet. Das stärkste *Alectorolophus*-Exemplar hat 5 kräftige Seitensprosse angelegt. Die Sprosse zeigen mehrfach Krümmungen nach abwärts, vermuthlich wegen der durch das Nagen der Schnecken entstandenen Läsionen. 10. Juli: Zwei Pflanzen blühen. Die Krümmungen der Seitensprosse und des Hauptsprossgipfels nach unten nehmen zu. Den Schädigungen der Schnecken gesellen sich jene, welche die überhandnehmenden Aphiden bereiten. 15. Juli: Ein starkes Exemplar ist $1^1/_2$ Spanne hoch, Hauptachse in Blüthe, 4 kräftige Seitenachsen, jedoch mit den früher erwähnten Verkrümmungen; zum Einlegen ausgehoben.

2. Versuchsfeld. Anbau der Parasiten-Samen den 26. März 1898, derjenigen des als Wirth bestimmten *Phleum pratense* erst

1) Vergl. „Die grünen Halbschmarotzer. II.“, p. 414.

im August 1898. Dieses geht im Herbste ziemlich gleichmässig auf, ohne eine zu dichte Grasnarbe zu bilden. 6. April 1899: Keimlinge des Parasiten ziemlich reich vorhanden. 21. April: Die stärkeren Pflanzen schon in der Entwickelung des fünften oder sechsten Laubblattpaares. 11. Mai: Zahlreiche Pflanzen, und entschieden kräftiger als diejenigen im 1. Versuchsfelde; 7. und 8. Laubblattpaar schon gebildet. 21. Mai: Das stärkste Individuum hat 11 Blätterpaare. Die unteren Blätter vielfach von Schnecken abgefressen. 2. Juni: Schon bis 13 Blätterpaare vorhanden und ausserordentlich reiche Anlage von Seitensprossen, welche an den Pflanzen des 1. Kulturfeldes noch fehlen. 24. Juni: Auch hier stehen einige Pflanzen mit verkrümmten Sprossen (Schneckenfrass). Einige sind sehr schön und kräftig, mit schon blühendem Hauptspross. (Kelche dieser Art ungemein haarig, Bracteen röthlich gefärbt.) Die stärkste Pflanze hat 8—9 Seitensprosse. 30. Juni: Die stärkste blühende Pflanze fürs Herbar der Kultur entnommen. An ihr waren die Kotyledonen und die folgenden 7 Laubblätterpaare abgefallen, das 8. Paar stützt schwächere Seitensprosse, das 9. stärkere (5—6 cm lang), das 10. noch stärkere (10 cm lang), das 11. die stärksten. Diese Seitensprosse erreichen 15—16 cm Länge und haben wieder bis zu 5 Seitensprosse angelegt. Alle Seitenachsen würden später zur Blüthenbildung gelangen. Am Hauptspross folgen auf das 11. Blattpaar, mit den starken Seitensprossen, drei sterile Paare, dann die lange Blüthenähre. (Ungefähr 15 Paar Blüthen, die angelegten mitgerechnet.)

2. *Alectorolophus lanceolatus* (Neilr.) Sterneck.

Diese Art wurde auf 5 Versuchsfeldern kultivirt, wobei auf vieren verschiedene Dikotyledonen als Wirthe angebaut wurden — auf dem 5. *Phleum pratense* diese Rolle übernehmen sollte. Nicht überall gingen die gewünschten Wirthspflanzen auf, auch stellten sich dafür zum Theil andere ein. Ich werde die Versuchsfelder hier nicht einzeln besprechen, sondern nur die Wirthe, auf welchen *Alectorolophus* wuchs, deren Wurzeln von seinen Haustorien befallen waren, nennen und die wichtigsten Beobachtungen über das Verhalten des Parasiten mittheilen. Die Aussaat der *Alectorolophus*-Samen erfolgte allgemein am 26. März 1898, Keimlinge waren überall am 6. April 1899 zu beobachten. Auf folgenden Nährpflanzen gelang es, den Parasiten aufzuziehen:

1. Auf *Origanum vulgare* L. Die zwischen den *Origanum*-Büschen stehenden Pflanzen schieben sich durch lange Streckung der Internodien als schmächtige Pflanzen mit dem Gipfeltrieb womöglich ans Licht hervor. Die Wirkung des Lichtentzuges charakterisirt die Notiz vom 27. April: Pflanze zwischen den *Origanum*-Büschen entwickelt das 7. Blattpaar, sie ist hoch und schmächtig; eine randständige Pflanze zeigt dieselbe Blätterzahl, ist aber wegen der mehr gestauchten Internodien um die Hälfte niedriger. Ueberschattete Exemplare, welche der Wirth überwuchert, gehen ein. 2. Juni: Die Pflanzen grösstentheils in Blüthe. Pflanzen meist schmächtig, unverzweigt, Laubblätter zumeist abgeworfen, oben 2—3 Blüthen oder Kapseln, Exemplare dabei circa 25 cm hoch. Das sind die Einflüsse der Beschattung durch den Wirth. Einzelne Pflanzen, die in grösseren oder kleineren Lücken zwischen den *Origanum* stehen, haben sich aber mächtig entwickelt. So liegt mir ein konservirtes Exemplar des *Alectorolophus lanceolatus* vor, mit über 45 cm Stammhöhe, mit drei kräftigen blühenden Seitensprossen. Auch hier haben sich die unteren Internodien, sowohl der Hauptachse als der Seitensprosse stark gestreckt, die Seitensprosse ferner sehr steil gestellt, so dass sie nahezu der Hauptachse parallel werden; all dieses, um dem Schatten der Wirthsbüsche zu entrinnen. Gelingt dies, so gestaltet sich die weitere Ausbildung sehr kräftig.

2. Auf *Polygonum aviculare* L. Diese Wirthspflanze ging etwas verspätet auf, die erste Ernährung besorgte die das Versuchsfeld gleichzeitig bewohnende *Veronica peregrina*. Schliesslich erwuchsen auf *Polygonum aviculare* recht kräftige und dem Habitus nach vollkommen normale Pflanzen; Schattenwirkungen kommen bei dieser niederliegenden Wirthspflanze ja nicht in Frage. Die gezogenen Exemplare (eingelegt 2. Juni 1899) 26 cm hoch, 2—3 Seitensprosse mit Blüthenanlagen, Hauptspross in Blüthe.

3. Auf *Veronica peregrina* L. Von dieser Pflanze habe ich an anderm Orte mitgetheilt, dass sie nicht nur einjährig ist (Angaben der Florenwerke) sondern auch zwei- oder mehrjährig (?)[1]. Je nachdem der *Alectorolophus lanceolatus* entweder nur auf ein paar schmächtige einjährige Pflänzchen des Wirthes angewiesen war, oder zwischen den kräftigen, mehrjährigen Büschen stand, ent-

---

1) Heinricher, Ein Fall beschleunigender Wirkung des Lichtes auf die Samenkeimung. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., 1899, Bd. XVII, p. 309.

wickelten sich schwächere oder recht starke, kräftige Pflanzen. Am 2. Juni waren solche allgemein in Blüthe. Schwächere Pflanzen unverzweigt, 15—17 cm hoch, die stärkeren 34 cm, mit 2 Paaren von Seitensprossen, die über kurz ebenfalls zur Blüthe gekommen wären. Der Wirth erreicht nur ungefähr die halbe Höhe, dies und seine kleinen Blätter verhindern jede schädigende Schattenwirkung.

4. Auf *Lotus corniculatus* L. Auch auf dieser Wirthspflanze kam *Alectorolophus lanceolatus* zur Blüthen- und Fruchtbildung, doch blieben Exemplare, die mitten aus dem Rasen von *Lotus* entsprangen, relativ schwach und stets unverzweigt, erreichten nur eine Höhe von 14—20 cm. Haustorien auf den Wurzeln von *Lotus* wurden aber reichlich nachgewiesen. Individuen, die sich auf dem gleichen Versuchsfelde, auf *Veronica peregrina* parasitirend, entwickelt haben, gediehen kräftiger. Auch fielen einige freistehende, aber kräftigere Pflanzen des *Alectorolophus* auf; die Untersuchung zeigte aber, dass sie auslaufende und vorbeistreichende Nährwurzeln mittelst Haustorien ergriffen hatten.

5. Auf *Phleum pratense.* Die Pflanzen von *Alectorolophus* entwickeln sich, wenn der Stand des Wirthes kein zu dichter und den Parasiten erdrückender ist, sehr kräftig. Ein eingelegtes Exemplar hat eine Höhe von 53 cm und besitzt ein paar Seitensprosse. Die Internodien sind ausserordentlich gestreckt, 2 erlangen die Länge von 12 cm. Auch hier äussert sich darin das Bestreben, aus dem dichten Bestand des Wirthes möglichst heraus zu gelangen, doch macht die Pflanze hierbei nicht den Eindruck einer schwächlichen, etiolirten, sondern einer sehr kräftig ernährten.

6. Auf *Poa trivialis* L. Hier erwuchs ein Paar recht kräftiger, typischer Individuen, die aber alle nachweislich gleichzeitig auch die Wurzeln von *Origanum vulgare* und *Veronica peregrina* mit ihren Haustorien besiedelt hatten.

3. *Alectorolophus angustifolius* Heynh.

Die mit dieser Art angestellten Versuche galten wesentlich andern Zwecken, worüber in einem folgenden Abschnitte eingehend gesprochen werden soll. Hier seien nur die Ergebnisse kurz verzeichnet, die einen Beitrag zu der in diesem Abschnitte behandelten Frage liefern. Die Aussaat der Samen des Parasiten erfolgte auf einem grossen Versuchsfelde am 16. Nov. 1898. Als Wirth wurde

Veronica peregrina dazu gebaut, da aber die Parasiten-Samen erst 1900 keimten (Erörterung über das Warum später), so gelangten in das Versuchsfeld, inzwischen sehr verschiedene Pflanzen, die jedoch nur in einzelnen Gruppen oder isolirten Exemplaren standen, und gerade so auch ein für die hier behandelte Frage brauchbares Ergebniss lieferten. Solche Eindringlinge waren: *Poa annua*, *Bellis perennis*, *Erigeron Canadensis*, *Capsella Bursa pastoris*, *Stellaria media* etc. Der Parasit erwuchs hier auf folgenden Dikotyledonen, wobei nur sicherere Fälle herangezogen sind, und der wesentliche, parasitische Nahrungszuschuss eben auf die anzuführenden Dikotylen trifft:

1. Auf *Stellaria media* L. Kräftiges Exemplar, 29 cm hoch, mit 6 Paaren von Seitensprossen, die theils schon blühen, theils nach dem Einlegen (17. Juni) zur Blüthenbildung gelangt wären.

An der Ernährung war hier auch *Poa annua* betheiligt.

2. Auf *Erigeron Canadensis* L. Zwei Pflanzen erwuchsen, wesentlich ernährt von dem genannten Korbblüthler. Zur Charakteristik der Stärke sei das eine, getrocknet mir vorliegende Exemplar kurz besprochen (vergl. die Abbildung Fig. 7, Taf. V). Höhe der Pflanze nur 20 cm, die Seitensprosse erheben sich etwas höher als die Hauptachse und sind zum grösseren Theil kräftiger als die Hauptachse oberhalb des letzten Zweigpaares. 8 Paare Seitensprosse erster Ordnung; die stärkeren dieser Seitensprosse tragen selbst ein Paar (seltener 2) kräftiger Seitensprosse zweiter Ordnung, die blühen. Haustorien in gutem, leistungsfähigem Zustand mehrfach auf *Erigeron*-Wurzeln. Auffallend war ein Riesen-Haustorium, das sich an der mächtigen Hauptwurzel der sehr üppigen *Erigeron*-Pflanze befestigt hatte, und hier, an der Centralleitung der Nährsalze, schöpfte. Nebstbei waren Haustorien auch an den Wurzeln von *Poa annua* zu finden; diese Wirthspflanzen waren aber meist schon abgestorben und hatten auf früherer Entwickelungsstufe dem Parasiten ihren Tribut gezahlt. Die sich begegnenden, eigenen Wurzeln des Parasiten waren ebenfalls mehrfach als durch Haustorien verbunden festgestellt.

Dass die in den eben angeführten Fällen vorhandenen Dikotylen den Hauptantheil der benöthigten Nährsubstanzen dem Parasiten lieferten und dass die kleine *Poa annua* den anspruchsvolleren *Alectorolophus angustifolius* im allgemeinen weniger gut versorgt, und ihm nur in viel bescheideneren Grössenverhältnissen sich zu entwickeln gestattet, zeigen folgende Angaben. Am 6. Juni wurden drei blühende Exemplare, die nur *Poa annua* als Wirths-

pflanzen auszunutzen vermochten, der Kultur entnommen. Das schwächste Exemplar hatte gar keine Seitensprosse und erreichte nur die Höhe von 7 cm, das stärkste eine solche von 10 cm. Dieses hatte zwei Paare von Seitensprossen von 2,5 cm Länge, die späterhin wahrscheinlich einige Blüthen hervorgebracht haben würden (vergl. Fig. 4, Taf. IV). Der Gegensatz zwischen diesen Exemplaren und den oben geschilderten, auf *Stellaria media* und *Erigeron Canadensis* erwachsenen, ist also ein in Rücksicht auf die erlangten Grössen weitreichender.

Fassen wir die aus diesen Kulturen gewonnenen Ergebnisse in einigen Sätzen zusammen, so lässt sich sagen:

1. Auch die Dikotyledonen sind, ebenso wie dies früher für *Euphrasia*-Arten gezeigt wurde, zur Ernährung der *Alectorolophus*-Arten vollkommen geeignet. Die drei in Kultur genommenen *Alectorolophus ellipticus*, *A. lanceolatus* und *A. angustifolius* gelangten auf Angehörigen sehr verschiedener Familien der Dikotyledonen, die als Wirthe dienten, zur vollen Entwickelung. So auf *Origanum vulgare*, *Polygonum aviculare*, *Veronica peregrina*, *Lotus corniculatus*, *Stellaria media* und *Erigeron canadensis*. Die Monokotyledonen als diejenigen Pflanzen zu bezeichnen, „die für die Ernährung der *Alectorolophus*-Arten fast ausschliesslich in Betracht kommen“ (Koch), dürfte demnach kaum berechtigt sein.

2. Diese Thatsachen lassen ferner erkennen, dass eine irgend erhebliche Wirthsauswahl auch seitens der Arten der Gattung *Alectorolophus* nicht stattfindet. Für die Gattungen *Euphrasia* und *Alectorolophus* ist dieser Ausspruch experimentell auf breiterer Grundlage gefestigt. Er dürfte aber auch in der weiteren Fassung, wie ich sie in „Die grünen Halbschmarotzer. I“ [1]) aussprach, wenigstens für alle annuellen Rhinanthaceen gelten.

3. Auch bestätigen die Versuche neuerlich das hohe Lichtbedürfniss der *Alectorolophus*-Arten, wie ich es früher schon sowohl für die Gattung *Alectorolophus* als für die Gattung *Euphrasia* festgestellt habe[2]). So ist an sich *Origanum vulgare* eine ganz geeignete Nährpflanze für *Alectorolophus*.

1) Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXI, p. 108.

2) „Die grünen Halbschmarotzer. II“, p. 422.

Von *A. ellipticus* erzielte ich ein kräftiges Exemplar auf diesem Wirthe, von *A. lanceolatus* mehrere solcher. Dies ist jedoch nur der Fall, wenn der Parasit sich randständig in den *Origanum*-Büschen, oder in Lücken zwischen denselben entwickeln kann, wenn ihm neben ermöglichtem Parasitismus auch ein genügender Lichtbezug gewahrt bleibt. Zwischen dem dichten, schattenden Wirthe kommen nur kümmerliche Exemplare auf, oder der Parasit wird, wenn die Ueberschattung frühzeitig eintritt, vollständig erdrückt.

4. Wie für *Euphrasia* gilt auch für *Alectorolophus*, dass das gleiche Individuum gleichzeitig seine Saugorgane auf den Wurzeln sehr verschiedener Nährpflanzen ausgebildet haben kann, ein Verhältniss, das auf den natürlichen Standorten besonders häufig obwalten dürfte.

5. Unterschiede in der Leistungsfähigkeit verschiedener Nährpflanzen traten augenfällig hervor; ebenso wechselten die Grössenverhältnisse der erzogenen *Alectorolophus*-Pflanzen bei der gleichen Nährpflanze, je nachdem ob sie die Functionen einer solchen als einjährige oder zweijährige Pflanze vollführte.

Zunächst zeigte schon die ausführlicher mitgetheilte Parallelkultur des *A. ellipticus*, einerseits auf *Origanum vulgare*, andererseits auf *Phleum pratense*, eine merkliche Förderung der *Alectorolophus*-Exemplare auf letzterem Wirthe. Wenn auch in Berücksichtigung gezogen wird, dass die ungünstigen Wirkungen des Lichtentzuges sich bei der Kultur auf *Origanum* viel beträchtlicher einstellten als auf der noch nicht übermässig dichten Grasnarbe des *Phleum*-Feldes, ferner, dass in der *Origanum*-Parcelle die *Alectorolophus*-Pflanzen etwas mehr unter den schädigenden Einwirkungen von Schnecken und Blattläusen zu leiden hatten, so kommen doch noch die für den Parasiten ausserordentlich günstigen Bewurzelungsverhältnisse der Gräser überhaupt in Betracht. Insbesondere wird sich das so reiche System der Faserwurzeln, das eine ebenso reichliche als bequeme Haustorienbildung ermöglicht, in den Jugendstadien dieser Schmarotzerpflanzen sehr fördernd geltend machen. So sehen wir in der That die Pflanzen auf *Origanum* am 11. Mai erst in der Entfaltung des 5. Blattpaares, diejenigen auf *Phleum* schon in jener des 8. begriffen. Und dieser Vorsprung in der Entwickelung äussert sich nachhaltig auch in der späteren, stärkeren Ausgestaltung der Pflanzen der Graskultur.

Als Gegenstück gewissermassen dazu sehen wir, dass das kleine Gras der *Poa annua*, welches überdies auf dem absichtlich gewählten, steinigen, mageren Boden des Kulturfeldes nur schwächlich heranwuchs und in losen Verbänden einzelner Individuen auftrat, dem anspruchsvolleren *Alectorolophus angustifolius* nur eine minder vollkommene Ernährung zu bieten vermochte. Während nur auf ihr parasitirend *A. angustifolius* in etwas verzwergten Exemplaren heranwuchs, konnte er auf *Erigeron Canadensis* zur relativ riesigen Pflanze werden, die der typischen Form entspricht, in der dieser Klappertopf zwischen der Saat aufzutreten pflegt. Desgleichen sahen wir die Grössenverhältnisse des *A. lanceolatus* bedeutend schwanken, je nachdem ihm als Nährpflanzen nur kleine, einjährige Individuen, oder starke, mehrjährige der *Veronica peregrina* zu Gebote standen[1]).

Auffallend war die relativ schlechtere Entwickelung des *Alectorolophus* auf *Lotus corniculatus*. Neben Knöllchenbildung kommen bei diesem auch Mycorhizen vor. Beachtet man den ausgeprägten Salzparasitismus, welchen die Mehrzahl jedenfalls der halbparasitischen Rhinanthaceen betreibt, so erscheint es denkbar, und wären in der Richtung weitere Versuche nöthig, dass die mycotrophen Pflanzen, insbesondere diejenigen, für welche die Pilzsymbiose obligat ist, geringere Eignung besässen, jenen als Wirthspflanzen zu dienen, als Pflanzen, die den Bezug der Nährsalze selbstthätig besorgen.

Sowohl Frank[2]), als neuerdings Stahl[3]) stellten fest, dass keine der obligaten Mycorhizenpflanzen nitratführend gefunden wurde, selbst wenn auf demselben Boden wurzelnde mycorhizenfreie Gewächse oft reichlich damit versehen waren. Stahl hat weiter auch gezeigt, dass ein gewisser Parallelismus besteht zwischen selbstständiger Ernährung einerseits und grösserem Aschengehalt, und zwischen geringem Aschengehalt und Mycotrophie andererseits. Er kommt auf Grund dieser Erscheinnng und anderer Thatsachen zur Vermuthung, dass die mycotrophen Pflanzen von dem symbiontischen Pilze die zu ihrem Aufbau nothwendigen mineralischen Substanzen schon in Gestalt von organischen Verbindungen be-

1) Selbstverständlich kann eine grössere Zahl kleiner Exemplare einer als Wirth dienenden Art in Summa eventuell Aehnliches und Gleiches leisten, wie ein einziges kräftigeres Individuum.

2) Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., 1888, p. 264.

3) l. c., p. 632.

ziehen, während eine selbstständige Nährsalzaufnahme nur in untergeordnetem Maasse stattfinden dürfte. Die grünen Halbschmarotzer aus der Gruppe der Rhinanthaceen aber sind alle nitratreich[1]), selbst bei *Tozzia*, die den überwiegenden Theil ihres Lebens als Holoparasit durchläuft, nur in einem letzten Abschnitte Hemiparasit ist, wird im Laubtrieb mit Diphenylamin-Schwefelsäure Nitrat leicht nachgewiesen[2]). Auch sind die zahlreichen Nährpflanzen, welche durch Kulturversuche bisher als geeignet zur Ernährung der Euphrasien[3]) und der *Alectorolophus*-Arten nachgewiesen wurden, als selbstständig die Nährsalzaufnahme vollführende, nitratreiche Pflanzen bekannt; — eine typische Mycorhizenpflanze ist dabei nicht vertreten. Nach alledem erscheint es nicht ausgeschlossen, dass diesen Halbparasiten gerade der Bezug von rohen Nährsäften, vor allem von Nitraten Bedürfniss ist, weil er gewissermassen in ihr gewohntes Getriebe passt, und dass die obligat mycotrophen Pflanzen, welche ihnen das nicht zu bieten vermögen, als Wirthe nur eine weniger günstige Entfaltung derselben zu Stande kommen lassen.

B. *Alectorolophus lanceolatus* (Neilr.) Sterneck, eine relativ selbstständig entwickelungsfähige Art.

Schon in dem ersten Hefte der Studien über die grünen Halbschmarotzer war ich bestrebt zu zeigen, „dass in der Ausprägung des Parasitismus zwischen den einzelnen Gattungen der Schmarotzer stufenweise Verschiedenheit waltet“, und suchte dies an der Hand der Kulturergebnisse, die vor allem mit *Odontites Odontites* L. (Wettst.), sensu structiori *Odontites verna Bellardi, Euphrasia stricta Host.*, minder eingehend mit *Orthantha lutea* L. (Kern.) erhalten worden waren, darzulegen[4]). Schon daselbst war *Odontites verna* als eine relativ selbstständig entwickelungsfähige, eventuell ohne Wirth und ohne Saprophytismus den Lebenslauf, wenn auch kümmerlich, vollendende Art erkannt[5]). Weitere Belege

1) Stahl, l. c., p. 648.

2) Heinricher, Die grünen Halbschmarotzer. III, p. 730.

3) Die grünen Halbschmarotzer. II., p. 389 u. 419. — v. Wettstein, Zur Kenntniss d. Ernährungsverhältnisse von *Euphrasia*-Arten. Oesterr. Botan. Zeitschr., 1897.

4) l. c., p. 104. Vergl. den ganzen Abschnitt p. 87—105.

5) l. c., p. 100.

dafür brachte das zweite Heft[1]) und bringt auch dieses wieder (vgl. den III. Abschnitt). In der zweiten Abhandlung suchte ich insbesondere für die Gattung *Euphrasia* zu zeigen, dass auch die Arten desselben Genus in der Ausprägung des Parasitismus sehr verschieden sind[2]) und wurde *E. minima* Jacq. als eine relativ selbstständig entwickelungsfähige, die sich der *Odontites verna* diesbezuglich nähert, geschildert[3]). Rücksichtlich der *E. minima* findet sich ein weiterer Beitrag in der besagten Hinsicht auch p. 270 dieser Mittheilung.

Bezüglich der Gattung *Alectorolophus* sagte ich[4]): „Soweit meine Erfahrungen mit einzeln in Töpfen, ohne Wirth gezogenen Pflanzen reichen, ist es für *Alectorolophus*-Arten kaum wahrscheinlich, dass bei vollständigem Ausschluss des Parasitismus Pflanzen sich bis zur Blüthe entwickeln könnten. Vollkommen sicher ist dies für *Alectorolophus major*[5]); völlig isolirte Keimlinge erhalten sich etwa 1 1/2 Monate, oder im besten Falle einige Tage länger. Sie sind bald missfarbig, mehr minder chlorotisch, entwickeln vier kleinbleibende Blätterpaare und eventuell die Anlagen eines fünften, wobei die Internodien sehr gestaucht bleiben. Dann beginnen die Blätter von den Spitzen aus zu vertrocknen, und bald stirbt das ganze Pflänzchen ab.“ Dem fügte ich allerdings unmittelbar hinzu: „Obgleich die Gattung *Alectorolophus* im allgemeinen zu den parasitisch ausgeprägtesten grünen *Rhinanthaceen* zählen dürfte, so werden wohl auch bei ihr nach den Arten graduelle Verschiedenheiten vorhanden sein, so wie sie für die Arten von *Euphrasia* von mir nachgewiesen wurden. Meine Untersuchungen reichen hier aber nicht so weit, um positive Angaben machen zu können.“

---

1) l. c., p. 431, Fussnote 2.

2) p. 412.

3) l. c., p. 403.

4) Die grünen Halbschmarotzer. II, p. 415.

5) Die als ***Alectorolophus major*** (Ehrh.) Rchb. daselbst angeführte Pflanze ist — wie ich hier richtig stelle — ***A. hirsutus*** All. ***A. major*** scheint bei Innsbruck zu fehlen. Ich war zwar so vorsichtig, die in Mittheilung II besprochenen Arten vor der Veröffentlichung einem Systematiker zur Revision vorzulegen; jedenfalls liessen aber die stark ausgereiften Pflanzen auch den betreffenden, rühmlichst bekannten Floristen den ***A. hirsutus*** nicht mehr unterscheiden. Uebrigens wurde bekanntlich früher ***A. hirsutus*** als Varietät des ***A. major*** angesehen (Rchbch, Icon. germ. XX, p. 65; Garcke, Flora v. Deutschland, 13. Aufl., p. 299).

Die Folge lehrte, dass auch in der Gattung *Alectorolophus* eine Art vorhanden ist, die sich rücksichtlich ihres geringen Anspruches auf parasitisch erworbenen Nahrungszuschuss der *Odontites verna* und *Euphrasia minima* anreiht, die wie diese beiden auch ohne jeglichen Parasitismus, als Einzelpflanze gezogen, bis zur Blüthenbildung gelangt. So berichtigt sich mein erster der oben angeführten Sätze, während der zweite in höherem Maasse, als ich es vermuthete, Bestätigung findet. Es zeigt sich eben wieder klar, dass es nicht möglich ist, über das Verhalten der Arten einer Gattung sicher zu schliessen, ausser man hat sie der Kultur und längerer Beobachtung unterworfen.

Eine solche relativ selbstständig entwickelungsfähige Art ist *Alectorolophus lanceolatus* (Neilr.) Sterneck. Die beigegebene photographische Aufnahme in Fig. 1, Taf. IV giebt in natürlicher Grösse ein Pflänzchen wieder, das, fern jeder Wirthspflanze, aus einem zufällig verstreuten Samen aufwuchs und auf einem bekiesten Wege im botanischen Garten zu Innsbruck am 12. Juni 1899, gesammelt wurde. Es stand randseitig, knapp an der Mauer der Gartengebäude und konnte höchstens in den vorgerückten Nachmittagsstunden etwas directes Sonnenlicht empfangen. Diese Zwergpflanze trägt noch die beiden, allerdings schon im Schrumpfen begriffen gewesenen Kotyledonen, ausserdem fünf Paare sehr kleiner, bleich gelblich-grüner Laubblätter. Aus der Achsel eines Blattes des fünften Paares entwickelte sich die Blüthe, welche sich in die Richtung der Hauptachse einstellte. Zur Seite gedrängt, konnte man den schwächlichen Vegetationspunkt des Pflänzchens beobachten. Ein zweites, nahezu gleiches Pflänzchen fand ich auch in einer der mit *A. lanceolatus* besiedelten Versuchsparcellen, fernab von jeder Wirthspflanze.

In grösserer Zahl kamen, einzeln in Töpfen gezogen, solche Zwerge dieser Klappertopf-Art in Kulturen zur Blüthe, welche Dr. Bode zu andern Zwecken[1]) im botanischen Garten zu Innsbruck durchgeführt hat. Es ist also kein Zweifel, dass *A. lanceolatus* in verzwergter Form, so wie *Odontites verna* und *Euphrasia minima*, auch ohne Parasitismus recht leicht bis zur Blütenbildung gelangt. Gegenüber dem in seinem Ver-

1) Vergl. E. Heinricher, Ueber die Arten des Vorkommens von Eiweisskrystallen bei *Lathraea* etc. (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXV, 1900). Die dort p. 38 und p. 44 in Aussicht gestellte Arbeit gelangte leider nicht zur Veröffentlichung.

halten in Mittheilung II näher gekennzeichneten *A. hirsutus* All. (wie erwähnt, dort als *major* besprochen) ist *A. lanceolatus* viel weitergehender, selbstständiger Entwickelung fähig. Von *A. hirsutus* kamen bei einer Dichtsaat ohne Wirth[1]), wo 32 Pflänzchen aufgegangen waren, trotz der ermöglichten parasitischen Ausbeutung der schwächeren Artgenossen durch die stärkeren, zwei solche wohl bis zur Bildung von Blüthenknospen, nicht aber zur Entfaltung der Blüthen. Es erscheint mir möglich, dass vielleicht auch *A. angustifolius*, die Art, mit der wir uns im nächsten Abschnitte eingehender befassen wollen, ohne Wirth, in ähnlicher Form und Grösse, wie das für *lanceolatus* Fig. 1 Taf. IV zeigt, bis zum Blühen gebracht werden könnte.

Für die relativ selbstständige Entwickelungsfähigkeit des *A. lanceolatus* spricht noch folgende Beobachtung. Ich sah Pflanzen desselben, welche am Iss-Anger im Hallthal auf moosigem Grunde gewachsen waren, die am 2. Juli 1901 in Blüthe standen und ähnlich verzwergt erschienen, wie die in Fig 1, Taf. IV abgebildete Pflanze. Einzelne hatten nur eine Blüthe, die meisten ihrer zwei. Gelegenheit zu parasitischer Ernährung war nicht oder nur in bescheidenster Weise geboten.

Eine Ueberraschung brachte mir eine Kultur des Universitätsgärtners Bilek. Von 9 mit je einem Samen des *Alectorolophus hirsutus* beschickten Töpfen gingen in dreien Pflanzen auf, welche zwar verzwergt und dem in Fig. 1 Taf. IV abgebildeten *A. lanceolatus*-Pflänzchen ähnlich waren, aber doch auch bis zum Oeffnen einer Blüthe, in einem Falle sogar zweier (8. Juni 1901), vorschritten. Bei einem Exemplare, das in der Instituts-Sammlung in Alkohol conservirt ist, sind ausser den verschrumpften Kotyledonen sechs Laubblätterpaare vorhanden. Ein Blatt des fünften Paares stützte die Blüthe. Sehr bemerkenswerth ist, dass die Blätter dieses Pflänzchens nicht chlorotisch waren.

Vergleicht man dies mit den Ergebnissen, welche meine früheren Kulturen des *Alectorolophus hirsutus* ergeben hatten[2]), worüber das Wichtigste in diesem Abschnitte p. 284 wiedergegeben ist, so ist es klar, dass ich über das ohne Wirth zur Blüthe gekommene Pflänzchen dieser Klappertopf-Art einigermassen verblüfft war. Die relativ grösseren Ansprüche des *A. hirsutus* auf para-

1) l. c., p. 417.

2) Die grünen Halbschmarotzer. II., p. 415 u. f.

sitisch erworbenen Nahrungszuschuss und geringe, eigene Ernährungsthätigkeit stehen für mich ausser Frage, und ich bin überzeugt, dass bei dieser Art nur ausnahmsweise wirthlos kultivirte Individuen bis zur Blüthe gelangen werden, während dies bei *A. lanceolatus* viel häufiger eintritt.

Es scheint aber, dass, so wie das Auftreten oder Nicht- der Chlorose, so auch die Entwickelungsweite, theilweise vom Saatgut, bezüglich von den Lebensverhältnissen, welche die den Samen producirende Pflanze durchgemacht hat, abhängig ist. Selbst bei parasitisch sehr ausgeprägten Arten können aus Samen einer Mutterpflanze, die unter den günstigsten Verhältnissen aufgewachsen war und die dadurch in der Lage war, ihren Keimen reiches Reservematerial mitzugeben, wirthlos bis zur Blüthenbildung gelangende Pflänzchen aufgehen[1]).

C. Die Abhängigkeit der Grössen- und Verzweigungsverhältnisse (der Tracht) von der Ernährung, erläutert an den Kulturergebnissen mit *Alectorolophus angustifolius Heynh.* und *A. lanceolatus* (Neilr.) Sterneck. Kritische Bemerkungen zur Systematik der *Alectorolophus*-Arten.

In dem Abschnitte „Die Bedeutung der Verzweigung für die Unterscheidung der Arten“ (Die grünen Halbschmarotzer. II., p. 434) war ich bestrebt zu zeigen, dass die von Wettstein und seinen Schülern Sterneck und Hofmann für die Unterscheidung „saison-dimorpher“ Arten in weitgehender Weise herangezogenen Verzweigungsverhältnisse nur im bescheidensten Maasse diagnostisch verwendbar sind, da die Verzweigung von den Ernährungsverhältnissen so sehr abhängig ist. Mein Beweis-Material bildeten einerseits Beobachtungen an den von mir kultivirten: *Odontites serotina*, *Euphrasia minima* und *Alectorolophus angustifolius*, andererseits,

1) Hierdurch erklärt sich auch die p. 267 hervorgehobene Differenz der Ergebnisse, welche einerseits v. Wettstein, andererseits ich bei der Kultur von *Euphrasia Rostkoviana* erzielten. Die vom ersteren als Einzelpflanze zur Blüthe gebrachte *E. Rostkoviana* ist ein entsprechendes Seitenstück zu den Pflänzchen des *Alectorolophus hirsutus*, welche wirthlos das gleiche Ziel erreichten. In beiden Fällen handelt es sich um Ausnahmefälle, die bei diesen parasitisch anspruchsvolleren Arten, nur auf die jedenfalls mit Reservestoffen sehr gut versorgten, zur Aussaat benutzten Samen zurückzuführen sind.

rücksichtlich letzterer Pflanze, insbesondere Beobachtungen betreffend die Formänderung, welche in der Höhe von ca. 2000 m, auf der Rofanspitze gesammelte Pflanzen gegenüber den als typisch angesehenen Wuchsverhältnissen aufwiesen. Ich that daraufhin den Ausspruch: „Für die parasitischen Rhinanthaceen liegt es gewissermassen in den Händen des Experimentators die verschiedensten Stufen je nach den Ernährungsbedingungen zu ziehen, — von der unverzweigten, zwergigen und wenigblüthigen bis zur reichverzweigten und ausserordentlich reich blühenden. Es ist nicht zu leugnen, dass gewisse Arten unter gleichmässigen, guten Lebensbedingungen sich einerseits zu einer grösseren, andererseits zu einer geringeren Verzweigung geneigt zeigen. Doch haben wir gesehen, dass der in mittleren Höhenlagen und bei guten Ernährungsbedingungen stark verzweigte *Alectorolophus angustifolius*, in hoher Gebirgslage und bei kümmerlicher Ernährung **herrschend** in anderer Form, nämlich unverzweigt oder sehr spärlich verzweigt auftritt, und dass die *Odontites serotina* bei schwächerer Ernährung und ungünstigeren Vegetationsbedingungen (wie z. B. in Topfkultur) zum Theil gleichfalls sich in Form unverzweigter Individuen entwickelt."

Ueberzeugt zwar von der Richtigkeit meiner Ausführungen, beschloss ich doch, ihnen auch experimentell womöglich noch weitere Beweise beizufügen und wählte hierzu eben den *Alectorolophus angustifolius* Heynh. Zur Aussaat wurde der vom Hochiss am Achensee, im Herbste 1898, geholte Same jener alpinen Wuchsform des *A. angustifolius* verwendet, die eben rücksichtlich des Hauptpunktes in dem obigen Citat ihre Kennzeichnung findet. Die Aussaat der *Alectorolophus*-Samen erfolgte am 16. Novbr. 1898, auf drei, ungefähr 2 m lange, $^1/_2$ m breite Parcellen; überall wurden an 200 und mehr Samen angebaut. Die Versuchsfelder waren in folgender Weise hergerichtet.

I. Versuchsfeld. Gewöhnliche Gartenerde. Als Wirth war Sommerroggen bestimmt, der (vor der ungefähr bekannten Keimungszeit des Parasiten) am 9. März 1899 ziemlich schütter ausgelegt wurde.

II. Versuchsfeld. Gartenerde. Als Wirth gleichzeitig mit den Samen des Parasiten reichlich *Phleum pratense* angebaut.

III. Versuchsfeld. Hier wurde ein stark steiniger Boden hergerichtet, um die Verhältnisse des Alpenbodens nachzuahmen, den die Mutterpflanzen des Saatgutes genossen hatten, und wurde als Wirthspflanze nur *Veronica peregrina* L. beigegeben.

Die Fragestellung ergiebt sich nahezu von selbst. In der III. Parcelle war schlechte Ernährung — in Folge minderen Bodens und schwacher Nährpflanzen — angestrebt. Hier sollten *Alectorolophus*-Pflanzen vom Habitus, den die Stammpflanzen am alpinen Standorte zeigten, unverzweigte und wenig verzweigte Individuen aufwachsen. Am I. Versuchsfelde sollte es unter dem Einfluss guter Ernährung und guter Belichtung versucht werden, aus den Samen der alpinen Form sehr starke und reich verzweigte Individuen zu ziehen. Individuen, wie sie der Diagnose, die Sterneck für die Art des *A. angustifolius* aufgestellt hat, entsprechen sollten. Diese Diagnose lautet[1]): „Stengel 30—50 cm hoch, schwarz gestrichelt, kahl, stets reich verzweigt[2]). Seitenäste unter rechtem Winkel vom Hauptstengel abgehend, bogig aufsteigend, meist so lang wie der Hauptstengel. Zwischen der Blüthenähre und der obersten Verzweigung sind drei und mehr Laubblattpaare eingeschaltet, was sich an den Seitenästen wiederholt. Stengelinternodien kürzer oder höchstens so lang wie die Laubblätter."

In dem zweiten Versuchsfelde sollte die Pflanze zwar einen leistungsfähigen Wirth erhalten *(Phleum)*, aber durch den dichten Stand desselben mit Lichtentzug zu kämpfen haben. Es war beabsichtigt, vielleicht damit zu erzielen, dass die hier aufgehenden Pflanzen an Stelle der kurzen Internodien und der reichen Verzweigung, welche Sterneck dem *A. angustifolius* zuschreibt, lange Internodien und schwache Verzweigung aufweisen würden, wodurch sie einen Theil der wesentlichen Merkmale des *A. lanceolatus* erhielten. *A. lanceolatus* und *A. angustifolius* sind nämlich nach Sterneck ein saison-dimorphes Artenpaar, *A. lanceolatus* die „aestivale", *A. angustifolius* die „autumnale" Art. Er sagt zur allgemeinen Kennzeichnung der nach ihm mehrfach vorhandenen solchen Artenpaare p. 420: „Demgemäss weist der Stengel der „aestivales" lange Internodien auf, verzweigt sich gar nicht oder

1) Sterneck, l. c., p. 275.

2) Was bei der alpinen Form (?), deren Saatgut verwendet wurde, nicht zutrifft. Die Individuen sind da wenig oder gar nicht verzweigt, wie schon oben erwähnt wurde (Anm. d. Verf.).



nur relativ schwach, um nur Blüthen anzusetzen und seine Früchte bis längstens Mitte Juli zur Entwickelung gelangen lassen zu können. Die „autumnales“ hingegen bilden kurze Internodien und haben in der ganzen Epoche, wo sie niedrig bleiben müssen, Zeit genug, auch auf eine reichere Verzweigung und Beblätterung ihre Kraft zu verwenden etc.“

Indem ich nunmehr zu der Besprechung der Ergebnisse dieser Kulturversuche schreite, bemerke ich, dass zunächst diejenigen, welche das Versuchsfeld III ergab, behandelt werden sollen. Die wichtigsten Beobachtungen wurden hier gemacht, und diese erfordern eine breitere Schilderung und Illustration, während diejenigen, die auf den Versuchsfeldern I und II gewonnen wurden, nachträglich in kürzerer Fassung beigefügt werden können.

Vor allem bemerke ich, dass der auf allen drei Parcellen gleichzeitig (16. Novbr. 1898) angebaute Parasit in I und II 1899 (6. April) keimte, hingegen in Parcelle III 1899 kein einziger Keimling beobachtet wurde, sondern erst 1900 solche in ziemlich reicher Zahl aufgingen. Was die Ursache dieser verspäteten Keimung ist, weiss ich nicht mit Sicherheit anzugeben. Dass die Keimung der *Alectorolophus*-Samen gleicher Ernte und Aussaat mehrere Jahre hindurch erfolgt und öfters im zweiten Jahre am reichlichsten vor sich geht, wurde schon früher von mir festgestellt[1]). Ausnahmslos erschien aber sonst nach einer Herbstsaat ein Theil der Keimlinge schon im folgenden Frühlinge. Für die abweichende Erscheinung diesbezüglich in Parcelle III ist vermuthlich der steinige Boden als indirecte Ursache anzusehen. Wahrscheinlich war derselbe im Frühjahr 1899 zu trocken, um eine genügende Quellung der *Alectorolophus*-Samen zu gestatten, auch mag — im Zusammenhalt mit vorigem, der zu fest gebundene Boden manchem Keim das Durchbrechen des Substrates mit der Plumula verwehrt haben. Eine Folge der erst in das Jahr 1900 fallenden Entwickelung der *Alectorolophus*-Pflanzen auf dieser Parcelle war, dass als Wirthspflanze nicht mehr *Veronica peregrina* allein, wie es 1898 nahezu der Fall gewesen wäre, in Betracht kam, sondern dass aus angeflogenen Samen eine recht wechselnde, im allgemeinen aber ziemlich schüttere Vegetation das Versuchsfeld bedeckte (vergl. das hierüber eingehender p. 279 Mitgetheilte). Dadurch wurde bewirkt, dass je nach der Leistungsfähigkeit der

1) Die grünen Halbschmarotzer. II, p. 414.

Wirthe, ferner nach der in Bezug auf die Wirthe günstigen (zwischen solchen) oder ungünstigen (+ isolirten) Stellung der *Alectorolophus*-Pflanzen, dieselben in den verschiedensten Grössen- und Verzweigungsabstufungen emporwuchsen und zur Blüthe gelangten und somit schon in der Parcelle III allein jenes Ergebniss miterzielt wurde, das ich gesondert von der Parcelle I zu erlangen beabsichtige.

Zur Veranschaulichung dieser von der Ernährung allein abhängigen Differenzen in Grösse und Verzweigung seien folgende Stufen an der Hand von Abbildungen besprochen, wobei die Fig. 4, 5, 7 u. 8, Taf. IV u. V diesem Versuchsfelde entnommene Pflanzen betreffen. Alle die *A. angustifolius* betreffenden, photographischen Aufnahmen sind von dem (gepresst) conservirten Material und des besseren Vergleiches wegen, soweit dies durchführbar war, bei gleicher Vergrösserung gemacht. Die Fig. 4, 5, 7 u. 8 geben die auf der Parcelle III erwachsenen Pflanzen auf $^{1}/_{2}$ verkleinert wieder.

I. Fig. 4 zeigt uns in den drei Exemplaren 1, 2, 3 unverzweigte kleine Pflanzen, wie sie unter den Exemplaren der Mutterpflanzen von der Hochiss (ebenso unter den auf der Rofan-Spitze gesammelten[1]) reichlich vertreten waren. Eine Collection von zehn solchen Exemplaren wurde eingelegt (durchaus nicht alle vorhandenen), die drei dargestellten sind nur eine Musterprobe. Als Wirth stand diesen Pflanzen *Poa annua* in, auf dem steinigen Boden, kümmerlichen Individuen zur Verfügung. Die einzelnen *Alectorolophus*-Pflänzchen seien nachstehend noch genauer charakterisirt.

Individuum 1. Zur Zeit des Einlegens (17. Juni 1900) waren die 6 untersten Blattpaare abgefallen, die 4 folgenden ohne erkennbare, das 5. mit verkümmerten Achselknospen. Das 12., 13. und 14. Blattpaar producirte je eine Blüthe, am 15. war eine Knospe vorhanden.

Individuum 2. Die 4 untersten Blätterpaare abgefallen, die 5 folgenden ohne erkennbare Knospen. Die Paare 10—13 enthielten je eine Kapsel.

Individuum 3. Ein Uebergangsglied zur folgenden Reihe; beginnende Verzweigung. Die 8 untersten Blätterpaare abgefallen, 9. und 10. ohne erkennbare Knospen, das 11. und 12. mit verkümmerten. Das 13. Paar wies in der Achsel des einen Blattes

---

1) Vergl. Die grünen Halbschmarotzer. IV, p. 435.

eine Fruchtanlage, das 14. in jeder Achsel eine kräftige Knospe, das 15. eine Knospe, das 16. und 17. je ein Paar Knospen. An der Stelle des 8. Blattpaares stehen schwache Seitenzweige. Diese Pflanze hat offenbar verspätet bessere Ernährungsverhältnisse gefunden.

II. Fig. 5 bringt eine Reihe etwas stärkerer Pflanzen zur Anschauung, die sämmtlich bereits eine spärliche Verzweigung aufweisen und reicher Blüthen tragen als jene der Reihe I (eingelegt 17. Juni 1900). Es sind Individuen von jener Form, wie sie auf dem alpinen Standorte der Mutterpflanzen am häufigsten sind. Man beachte, im Vergleich zu der p. 289 citirten Diagnose Sterneck's, dass, bei sämmtlichen Exemplaren, unmittelbar auf die, Seitensprosse stützenden Blätterpaare solche folgen, die Blüthen (oder Kapseln) in der Achsel haben. Die Seitenverzweigungen treten vom 6. bis 8. Blattpaare an auf. Auch diese Pflanzen parasitirten vorwiegend auf kümmerlicher *Poa annua*, doch hatten sie bereits sichtlich günstigere Ernährungsbedingungen, wie jene der Reihe II.

III. Bedeutend kräftiger gegenüber den bisher vorgeführten Pflanzen des *Alectorolophus angustifolius* ist die in Fig. 8 abgebildete (eingelegt 17. Juni 1900). Sie wuchs in einem grossen Rasen der *Stellaria media* und hat überdies noch *Poa annua* parasitisch ausgenützt. Zweigbildung trat vom 7. Blattpaare des Hauptsprosses ab ein. Aus der Achsel von 6 Blätterpaaren haben sich ebensoviel Paare von Seitensprossen entwickelt, die entweder bereits blühen (die oberen), oder doch späterhin geblüht hätten.

In Folge der reicheren Verzweigung nähert sich die Pflanze bereits etwas der Diagnose Sterneck's (vergl. p. 289), doch sei speciell darauf hingewiesen, dass wieder eines der Blätter, das dem unmittelbar den Seitensprossen folgenden Paare angehört, eine Blüthe in der Achsel trug. Das Tragblatt wurde entfernt, um auf der Photographie die Kapsel besser hevortreten zu lassen.

IV. In Fig. 7 ist endlich die stärkste Pflanze dargestellt, die in dem Versuchsfelde III erwuchs. Dass die ausserordentlich kräftige Ausbildung gegenüber den Individuen des alpinen Standortes und jenen, die in den Reihen II und III abgebildet sind, wesentlich der kräftigen Ernährung durch die Wirthspflanze zuzuschreiben ist, kann nicht bezweifelt werden. Als Wirth diente eine unmittelbar anstehende, nahezu 1 m hohe Pflanze von *Erigeron canadensis*; in der Jugend des Parasiten dürfte auch *Poa annua* ausgenützt worden sein, die, zur Zeit, da der *Alectorolophus* der

Kultur entnommen wurde (25. Juni 1900), indess zumeist schon abgestorben war. Die Verzweigung ist eine ungemein reichliche; 8 Paare kräftiger, zumeist blühender Seitensprosse erster Ordnung sind vorhanden, die zum Theil den blühenden Haupttrieb überhöhen. Diese Seitenzweige traten ferner schon in der Achsel der ersteren Blätterpaare auf; soweit sich dies feststellen lässt, scheinen nur die zwei ersten Laubblätterpaare keine Seitensprosse gebildet zu haben. Endlich verzweigen sich hier die Seitenachsen erster Ordnung abermals, und tragen mehrere ein Paar Sprosse zweiter Ordnung, die selbst wieder blühen (in der Fig. 7 gut sichtbar am obersten Seitensprosse rechts). Auch an dieser Pflanze stützt das eine der dem obersten Sprosspaare unmittelbar folgenden Blätter eine Frucht (vergl. die Diagnose Sterneck's p. 289).

Ehe ich in eine nähere Erläuterung der im Versuchsfelde III gewonnenen Ergebnisse eintrete, will ich noch das Wesentlichste jener, welche die Parcellen I und II ergaben, anführen. Die allgemeine Betrachtung kann dann unmittelbar das aus allen drei Parcellen gewonnene Material verwerthen.

Auf dem Versuchsfelde I war der Sommerroggen am 6. April schon aufgegangen und zur selben Zeit fanden sich auch schon reichlich *Alectorolophus*-Keimlinge vor. Tagebuchartig seien einige Beobachtungen wiedergegeben. 28. April: Unter den ziemlich reichlich vorhandenen Keimlingen erkennt man an der Stärke bereits jetzt diejenigen, welche eine Wirthspflanze ergriffen haben; die Ueberzahl der *Alectorolophus*-Pflanzen ist schwach, weil sie abseits von Wirthspflanzen aufgegangen sind. 11. Mai: Stärkste Pflanze in der Entwickelung des 6. Laubblattpaares. 23. Mai: Die Pflanzen, die unmittelbar neben *Secale* stehen, zeigen deutlich den Einfluss der guten Ernährung. Sie sind die kräftigsten und fallen durch ihren gedrungenen Wuchs auf. Das stärkste Exemplar entwickelt das 9. Laubblattpaar. 2. Juni: Die best situirten Individuen haben Seitenzweige angelegt. Das stärkste besitzt 11 ziemlich gestauchte Blätterpaare, und hat 4 Paare von Achselsprossen. Die Pflanze, welche unmittelbar neben *Secale* steht, sieht kraftstrotzend aus. Interessant sind die schwachen, kleinen Pflanzen, die abseits von den Wirthspflanzen stehen. Eine eingelegt (vergl. Fig. 3, Taf. IV). 17. Juni: Die erste der starken Pflanzen entfaltet ihre Blüthen. 24. Juni: Mehrere Pflanzen blühen. Die stärkste für das Herbar entnommen (vergl. Fig. 6, Taf. IV).

Im besonderen mache ich auf die durch Fig. 3, Taf. IV in natürlicher Grösse dargestellte Zwergpflanze, die am 2. Juni der Kultur entnommen wurde, aufmerksam. In der Zahl der Blätterpaare ist sie hinter den starken Pflanzen nicht so weit zurückgeblieben. Sie war in der Entwickelung des 7. Laubblattpaares begriffen, jene in der des 9. bis 11. Doch wie das mit aufgenommene, gleichzeitig eingelegte Blatt mittlerer Stärke einer der kräftig ernährten Pflanzen zeigt, bleiben die Blätter solcher Hungerpflanzen ungemein klein. Das Blatt in b erreicht nahezu die ganze Grösse der Pflanze in a. Die Blätter verharren, wie ich das mehrfach bei der Kultur der Halbparasiten beobachtete, in einem unausgewachsenen Zustande, und sind eventuell, wenn rechtzeitig ein Wirth ergriffen wird, auch noch befähigt, das Wachsthum wieder aufzunehmen und sich noch beträchtlich zu vergrössern. Sie erlangen bei solchen Hungerpflanzen deshalb auch nicht die typische Form. Wie das Blatt Fig. 3b, Taf. IV zeigt, verbreitert sich der Blattgrund bei normaler Ernährung beträchtlich, wovon an den Blättern der Hungerpflanze in Fig. 3a, Taf. IV keine Spur zu finden ist. Dasselbe ist auch noch der Fall bei der in Fig. 4, Taf. IV abgebildeten ($^1/_2$ natürl. Grösse) Reihe von Zwergpflänzchen, die nur geringen parasitischen Nahrungszuschuss hatten, obgleich ihre Blätter schon gut um $^1/_3$ grösser sind, während bei den diesbezüglich schon besser situirt gewesenen, doch immerhin mehr schwachen Pflanzen der Reihe in Fig. 5, Taf. IV die normale Blattform bereits zur Geltung kommt.

Endlich sei die am 24. Juli entnommene, in Fig. 6, Taf. IV dargestellte Pflanze besprochen, die nur in $^1/_3$ natürl. Grösse reproducirt ist. Die ersten Internodien sind stark gestaucht. Ein schwächerer Seitenspross hat sich aus der Achsel eines Blattes des 4. Laubblattpaares entwickelt. Das 5., 6. und 7. Paar schoben sehr kräftige Seitensprosse hervor, die selbst zwei Paare von Seitentrieben ausbilden. Das 8., 9. und 10. Blattpaar ist steril, dann folgt die blühende Endähre (die obersten Seitensprosse blühten schon; die übrigen Auszweigungen wären erst später zum Blühen gekommen). Man beachte auch das mehr minder senkrechte Abgehen, besonders der unteren Seitensprosse. Vergleicht man die p. 289 gegebene Diagnose Sterneck's, so haben wir endlich ein Exemplar des *A. angustifolius* vor uns, das mit dieser übereinstimmt.

Versuchsfeld II. Zunächst einige Tagebuch-Notizen. 6. April: Der Wirth keimt, auch *Alectorolophus*-Keimlinge, stellenweise dicht,

schon vorhanden. 28. April: Die *Alectorolophus*-Pflänzchen noch klein, entwickeln das 2. Laubblattpaar; auch die Wirthspflanzen (*Phleum* vergl. p. 288) noch schwach. 11. Mai: Die Pflanzen erscheinen gestaucht; sie stehen in der Entwickelung des 5. Blattpaares. 23. Mai: Stärkste Pflanze 8 Laubblätterpaare. 2. Juni: Stärkste Pflanze in der Entwickelung des 10. Blattpaares begriffen. Das Gras überwächst den Parasiten, wo es zu dicht steht, gehen die *Alectorolophus* - Pflanzen ein. Im allgemeinen bemerkt man starke Streckung der Internodien, Verzweigungen im unteren Theil fehlen, im Gegensatz zu den kräftigen, neben *Secale* unmittelbar stehenden Exemplaren der Parcelle I. 8. Juni: Verzweigungen beginnen im oberen Theil, vom 6. Laubblattpaar ab, aufzutreten. 17. Juni: Die zweitstärkste Pflanze, noch nicht blühend, entnommen und eingelegt. Die 28 cm hohe Pflanze entbehrt am Stengel, soweit dieser im dichteren Grase steckt, vollkommen der schwarzen Strichelung (vergl. die Diagnose Sterneck's p. 289), nur am obersten Theil, wo das Licht besseren Zutritt hat, tritt jene auf. 24. Juni: Die stärkste Pflanze blüht, sie wird sammt 2 Kümmerlingen, wie solche allein noch im Kulturfelde vorhanden sind, entnommen und gepresst.

Diese drei Pflanzen sind in Fig. 9, Taf. V in $^1/_3$ natürlicher Grösse nach photographischer Aufnahme reproducirt. Diese seien zunächst näher charakterisirt.

Die Pflanze I, die stärkste, welche auf dem Versuchsfelde II erwuchs, weist die Narben von 5 abgeworfenen Blätterpaaren. Das 6. (ein Blatt davon erhalten) hat schwache Zweiganlagen entwickelt, die folgenden drei stärkere Zweige getrieben, die späterhin ohne Zweifel geblüht hätten. Das 10. Blattpaar stützt Blüthenknospen, welche sich wahrscheinlich nicht entfaltet hätten (sie sind in der Abb. nicht sichtbar, durch die Tragblätter verdeckt); vom 11. Blattpaare ab sind Blüthen und Blüthenknospen vorhanden. Besonders zu beachten ist die spitzwinkelige Insertion der drei Paare von Seitensprossen. Die Diagnose Sterneck's sagt für *A. angustifolius* „Seitenäste unter rechtem Winkel vom Hauptstengel abgehend, bogig aufsteigend". Ferner ist hier gegenüber sämmtlichen in den Versuchsfeldern I und III gezogenen Pflanzen (vergl. die Fig. 4—8 auf Taf. IV und V) bemerkenswerth die starke Streckung der höheren Internodien (bei Pfl. I vom 6. Laubblattpaare ab). Sterneck's Diagnose sagt „Stengelinternodien kürzer oder höchstens so lang wie die Blätter. Die besagten Internodien

sind hier beträchtlich länger als die Blätter. Bei der Pflanze II, ist das Tragblatt des links abzweigenden Seitensprosses nahezu um die Hälfte kürzer als das folgende Internodium. Das gleiche ist der Fall bei der oben erwähnten, am 17. Juni eingelegten, zweitstärksten Pflanze der Parcelle II, die, wie nebenbei bemerkt sei, nur ein Paar sehr kümmerlicher Seitensprosse aus den Achseln der Blätter des 6. Paares getrieben hatte (vergl. wieder die Diagnose Sterneck's p. 289).

Pflanze II. 6 Laubblätterpaare abgeworfen. Aus den Achseln derjenigen des 6. Paares schwächliche, aus jenen des 7. stärkere Seitensprosse entspringend (in der Abb. nur einer sichtbar, da der zweite abgebrochen). 8. Blattpaar ohne Knospen, 9. und 10. mit verkümmerten Blüthenknospen, diejenigen der höheren Blätterpaare hätten sich zu Blüthen entfaltet.

Pflanze III. Sehr schwächlich, nur ein Paar verkümmerter Zweiganlagen, die dem 6. Laublattpaare entspringen. Vorausgehende Blätterpaare abgeworfen. Rücksichtlich der gestreckten Internodien gilt für Pflanze II und Pflanze III das bei Pflanze I Erwähnte.

Ueberblicken wir die Gesammtergebnisse der Kulturreihen, so erbringen sie: 1. in der That einen vollen Beleg für den in meiner II. Arbeit über die Rhinanthaceen ausgesprochenen Satz: „Für die parasitischen Rhinanthaceen liegt es gewissermassen in den Händen des Experimentators die verschiedenen Stufen, je nach den Ernährungsbedingungen zu ziehen, — von der unverzweigten, zwergigen und wenigblüthigen bis zur reichverzweigten und ausserordentlich reich blühenden. Es gelang mit *A. angustifolius* eine in dieser Hinsicht reich abgestufte Reihe von Exemplaren zu ziehen, die wir in den Fig. 4—9, Taf. IV u. V als Beleg vorführten.

2. Da dieses Resultat mit Samen der alpinen Form (Wuchsform) des *A. angustifolius*, welche sich dadurch auszeichnet, dass die im Hochgebirge aufwachsenden Exemplare zumeist nicht verzweigt oder spärlich verzweigt sind, gewonnen wurde, geht ferner hervor, dass die klimatischen Verhältnisse bei der Ausgestaltung des *Alectorolophus angustifolius* keinen unbedingt charakterisirenden Antheil haben, sondern hierfür in erster Linie die Ernährung maassgebend ist, die einerseits abhängig ist von der Leistungsfähigkeit der vorhandenen Nährpflanzen, andererseits vom Bezug der

nothwendigen Lichtmenge. Auch die Bodenqualität dürfte nur indirect, insofern sie ein besseres oder schlechteres Gedeihen der Wirthspflanze bedingt, in die Wagschale fallen. Eine Aenderung ergiebt sich nur in der Blüthezeit, die für die Pflanzen auf dem Rofanspitz und der Hochiss in den August fiel, während die im Innsbrucker Garten kultivirten Exemplare am 17. Juni der Mehrzahl nach schon in Blüthe standen. Entsprechend wird sich die Keimung im Gebirge später vollziehen (Innsbruck, Anfang April).

3. Ergeben die Versuche, dass die zur Charakteristik des *A. angustifolius* von Sterneck aufgestellten diagnostischen Merkmale, soweit sie zunächst die vegetativen Theile betreffen, zum grossen Theil unbrauchbar sind oder doch nur in eingeschränktem Maasse Verwendung finden können.

Es sei mir gestattet, diese Diagnose hier nochmals zu wiederholen und dann Punkt für Punkt zu prüfen. Sterneck sagt: „Stengel 30—50 cm hoch, schwarz gestrichelt, kahl, stets reich verzweigt. Seitenäste unter rechtem Winkel vom Hauptstengel abgehend, bogig aufsteigend, meist so lang wie der Haupstengel. Zwischen der Blüthenähre und der obersten Verzweigung sind drei und mehr Laubblätterpaare eingeschaltet, was sich an den Seitenästen wiederholt. Stengelinternodien kürzer oder höchstens so lang wie die Laubblätter.“ Nehmen wir die Merkmale einzeln vor.

a) „Stengel 30—50 cm hoch“. Die Stengel der in der Fig. 4, Taf. IV dargestellen Reihe unverzweigter, mit geringem parasitisch erworbenen Nahrungszuschuss aufgewachsenen Pflanzen sind nur 9 cm hoch; die etwas besser ernährten in Fig. 5, Taf. IV abgebildeten Pflanzen erreichen erst eine Höhe von 12—16 cm, ja sogar die sehr kräftige reichlichst verzweigte und blühende Pflanze, die Fig. 7, Taf. V vorführt, hat nur 22 cm Höhe. Selbst die der Diagnose Sterneck's im übrigen gerecht werdende Pflanze Fig. 6 erreicht nur 24,6 cm. Die Pflanze Fig. 8, erreicht 30 cm, jene hingegen in Fig. 9, I überschreitet die von Sterneck angegebene Maximalhöhe (50 cm) und weist 65 cm auf.

b) „Stengel schwarz gestrichelt“, ein Merkmal, das im allgemeinen zutrifft, doch unter bestimmten Bedingungen nahezu ganz fehlen kann. Es wurde gezeigt, dass bei den Pflanzen, welche im dichten Bestande des *Phleum* erwuchsen, die unteren Stengelpartien der Strichelung vollständig entbehrten, und solche nur an

den obersten, gut belichteten Sprosstheilen vorhanden war. So war es bei allen Pflanzen, die Fig. 9, Taf. IV zeigt.

c) „Stengel kahl", ist allgemein richtig.

d) „Stengel stets reich verzweigt". Während ich auf das geringere Zutreffen des unter a behandelten Merkmales und das Zurücktreten des unter b erwähnten, unter bestimmten, oben erörterten Bedingungen, weniger Gewicht lege, scheint mir das häufige Fehlen des unter d genannten belangreicher. Dass dieses Merkmal häufig nicht realisirt ist, beweisen die in den Reihen der Fig. 4, 5 und 9 abgebildeten Pflanzen. Fig. 4, Taf. IV enthält vollkommen unverzweigte Pflanzen, Fig. 5 und ebenso 9 (II und III) nur wenig verzweigte Pflanzen.

e) „Seitenäste unter rechtem Winkel vom Hauptstengel abgehend, bogig aufsteigend". Auch dieses Kennzeichen kann nicht als ein durchaus zutreffendes bezeichnet werden. Es trifft mehr minder zu bei den Pflanzen in Fig. 6 und 7 der Taf. IV und V schon hier indess nicht für die oberen Sprosspaare; noch weniger gilt dies von den Pflanzen in Fig. 5, jener in Fig. 8 und am wenigsten für die Pflanze I der Fig. 9. Die Stellung der Seitensprosse hängt offenbar in erster Linie von den Beleuchtungsverhältnissen ab. Bei gut ernährten Pflanzen, die sich, wenig beschattet, etwa im schütteren Getreide stehend entwickeln, gehen die Seitensprosse mehr minder unter rechtem Winkel ab, und erheben sich, ausgereift, bogig aufwärts. Dies trifft zu bei den Pflanzen Fig. 6 und 7; auch scheint dieses rechtwinkelige Abzweigen besonders dann einzutreten, wenn in Folge guter Ernährung Seitensprosse schon aus der Achsel tieferer Blattpaare entspringen (bei der Pflanze Fig. 5 schon aus der Achsel des 3., bei jener Fig. 7 des 5. Paares) und weisen gerade die untersten Zweige diese Stellung ausgesprochen auf. Bei Pflanzen, die stark beleuchtet sind und deren Wirthe gar keine Beschattung ausüben, wird die Stellung der Seitenzweige aber bedeutend steiler; so bei den nicht besonders gut ernährten Pflanzen der Fig. 5 und der sehr kräftig zwischen *Stellaria media* erwachsenen Pflanze der Fig. 8. Eine noch auffälligere Steilstellung der Seitenzweige tritt aber ein bei starkem Lichtentzug, wie es die Pflanze I in Fig. 9 zeigt, die im dichten Bestande von *Phleum* erwuchs. Die unteren Seitensprosspaare sind es hier, welche die kleinsten Winkel mit der Hauptachse einschliessen (20—25°), während die oberen, denen

besserer Lichtbezug zukam, mit der Hauptachse Winkel von 45 und darüber bilden.

f) „Seitenäste meist so lang wie der Hauptstengel". Bei gut ernährten Pflanzen ist das charakteristisch. Man findet dies besonders an den Pflanzen, welche in den Fig. 6, 7, 8 der Taf. IV und V wiedergegeben sind. Bei schwach ernährten allerdings nicht, wie es die Serie in Fig. 5, zum Theil auch in Fig. 9 zeigt.

g) „Zwischen der Blüthenähre und der obersten Verzweigung sind drei und mehr Laubblätterpaare eingeschaltet, was sich an den Seitenästen wiederholt". Auf dieses Merkmal legt Sterneck besonderes Gewicht, weil er es für das charakteristische Merkmal hält, welches in der Gattung *Alectorolophus* die „autumnales" der saisondimorphen Arten auszeichnet („was eben die in den Diagnosen der einzelnen Arten angeführten Blattpaare sind, auf die bei der Erkennung dieser biologischen Racen das Hauptgewicht gelegt wurde, weil sie bei den „aestivales" niemals vorhanden sind und auch bei normaler Entwickelung zur Ausbildung nicht gelangen können")[1]).

Naturgemäss muss auch ich auf den Nachweis, dass Obiges kein geeignetes, *Alectorolophus angustifolius* (nach Sterneck eine Autumnal-Art) kennzeichnendes Merkmal ist, einigen Nachdruck legen. Selbstverständlich kann dieses Merkmal nicht zukommen den gänzlich unverzweigten Individuen, wie sie Fig. 4, Taf. IV enthält. Es fehlt aber auch in der in Fig. 5 dargestellten Reihe schwach verzweigter Pflanzen. Alle drei Pflanzen tragen über dem obersten Zweigpaar, in den Achseln des folgenden Blattpaares, unmittelbar Blüthen oder Fruchtanlagen. Es gilt das gleiche Merkmal nicht für die sehr kräftige, in Fig. 8 abgebildete, und ebensowenig für die noch reicher verzweigte in Fig. 7 dargestellte. Es trifft zu für die gleichfalls gut ernährte in Fig. 6 gegebene Pflanze, wieder nicht, oder höchst unvollkommen für das Individuum I der Fig. 9 (hier ist ein [nicht drei] Blattpaar zwischen den obersten Seitensprossen und der Blüthenähre eingeschaltet; wie p. 295 erwähnt, hat es verkümmerte Blüthenknospen in den Achseln). Man sieht, dass also dieses Merkmal auch bei gut ernährten, kräftigen Exemplaren häufig fehlt (es ist doch wohl kein Zufall, dass solche gerade in meinen Kulturen aufgetreten sind), und wenn es bei solchen doch vielleicht über-

1) l. c., p. 420.

wiegend oft realisirt sein sollte, so mangelt es nahezu ständig den schwächer ernährten, wenig verzweigten Individuen, wie sie dieser *Alectorolophus* im höheren Gebirge (Rofanspitz, Hochiss) oft vorwaltend zeigt. An den Seitenästen soll das gleiche Gesetz walten. Auch davon fand ich Ausnahmen, und sie liegen in den abgebildeten Exemplaren vor. Da sie jedoch in den Bildern wenig hervortreten, gehe ich hierauf nicht weiter ein.

h) „Stengelinternodien kürzer oder höchstens so lang wie die Laubblätter". Kurze Internodien sind in der That für diesen *Alectorolophus* im Ganzen recht kennzeichnend und die abgebildeten Exemplare geben einen Beleg dafür. Dass auch dieses Merkmal unter bestimmten Bedingungen nicht gilt, ja geradezu ins Gegentheil umschlägt, dafür giebt Fig. 9, Taf. V den Beweis. Bei Pflanze I sind die Internodien um ein gutes Stück länger als die Blätter, bei Pflanze II sehen wir ein Internodium sogar die doppelte Länge des Blattes erreichen. Solche Abweichung stellt sich ein unter der stark schattenden Wirkung eines Wirthes. Wie sie in unserem Kulturfelde II durch den dichten Stand des *Phleum* bewirkt wurde, so würde einen ähnlichen Einfluss wohl jedes höhere, dicht stehende Gras auf die Gestaltung unseres *Alectorolophus angustifolius* ausüben.

Wir sehen also, dass von den unter a—h angeführten Merkmalen nur jenes unter c) unbedingt stimmt, und die unter b) und h), wenn auch zum Theil bedingt, allgemeiner zutreffen. Die Merkmale d) und g), auf welche Sterneck besonderes Gewicht legt, sind aber sicherlich unbrauchbar.

Es sei noch darauf hingewiesen, dass die zwischen *Phleum* erwachsene Pflanze, die in Fig. 9, I, Taf. V abgebildet ist, habituell ausserordentlich verändert erscheint gegenüber typischen, starken Pflanzen des *A. angustifolius* und ungemein an *A. lanceolatus* gemahnt. Dieses ist nach Sterneck die parallele Sommerform zu *A. angustifolius*. Die Diagnose dieser Art wird, soweit sie die vegetativen Merkmale betrifft, folgendermassen angegeben: „Stengel 8—15 cm hoch, mit schwarzen Strichen, fast kahl, meist einfach, unverzweigt, seltener mit kurzen Seitenästen; Internodien viel kürzer als die Stengelblätter"[1]). Sterneck unterscheidet von dieser Art aber eine var. α-subalpinus, und da ich jedenfalls diese Varietät

1) l. c., p. 272.

in Kultur hatte[1]), sei auch von ihr Sterneck's Diagnose citirt und dann an der Hand meiner eingelegten Exemplare geprüft. Die Diagnose lautet: „Stengel 15—25 cm lang, gestreckt, stets verzweigt, mit zwei und mehr, den Hauptast an Länge nicht erreichenden, schräg aufsteigenden Seitenastpaaren. Zwischen der Blüthenähre und der obersten Verzweigung finden sich keine Laubblätter. Internodien so lang als die Stengelblätter." Ich werde mich hier bei der Prüfung dieser Angaben kürzer fassen als bei *A. angustifolius* und muss wohl auf die Beigabe von Abbildungen, die mir von der Redaction dieser Zeitschrift in so reicher Zahl kaum zugestanden werden könnten, verzichten. Auch muss ich darauf hinweisen, dass bei *A. lanceolatus* Neilr. var. *subalpinus* Sterneck von vornherein nicht beabsichtigt war, so weitgehende Abstufungen in der Stärke und Tracht der Exemplare zu erzielen (worauf bei *A. angustifolius* das Bestreben direct gerichtet war), sondern dass mir dazu nur das Material dient, welches bei den p. 276 besprochenen, zur Entscheidung der Frage nach der Auswahl der Wirthspflanzen angestellten Kulturen gewonnen wurde.

Rücksichtlich der Höhe bemerke ich abgesehen von der in Fig. I, Taf. V abgebildeten, ohne Wirth zur Blüthe gelangten Zwergpflanze (ca. 8,5 cm hoch), dass 30 cm mehrfach überschritten sind, ohne dass Schattenwirkung einer Wirthspflanze vorliegt. Unter partiellem Einfluss solcher sind aber die 45 cm, ja 53 cm hohen Exemplare zwischen *Origanum* (vergl. p. 277) und *Phleum* (p. 278) erwachsen. Verzweigung fehlt sehr häufig, im Zusammenhang mit geringerer, ermöglichter parasitischer Ernährung, oder in Folge zu starker Beschattung bei dichtstehenden, hohen Wirthspflanzen. Zahl der Seitenäste stets, auch unter besten Ernährungsverhältnissen gering, über drei Paare nie beobachtet[2]). Auf das Nichtzutreffen des Merkmales „Zwischen der Blüthenähre und der obersten Verzweigung finden sich keine Laubblätter", lege ich Gewicht, weil dieses Merkmal nach Sterneck die „aestivales" der saison-dimorphen Arten kennzeichnen soll. Ich finde nun, dass unter den acht überhaupt verzweigten, seiner Zeit ohne Beachtung dieses Umstandes eingelegten Individuen meiner Sammlung nur drei obigem

1) Schon dem Standorte nach, Wiesen nächst Kranebitten bei Innsbruck; ebenso auch der Mehrzahl der aufgegangenen Pflanzen nach.

2) In meinen Kulturen. Im übrigen vergl. das folgend p. 307 Gesagte.

Merkmal entsprechen, während fünf oberhalb der Seitensprosse und vor der Blüthenähre ein Paar Laubblätter eingeschaltet zeigen. Die Internodien, von den untersten abgesehen, finde ich bei dieser Art stets länger als die Blätter, meist 2mal, auch 2 1/2 mal so lang, ohne dass Schattenwirkungen einer Wirthspflanze vorlägen (z. B. an Exemplaren, die auf *Veronica peregrina* parasitirten). Bei Individuen, die in dicht stehendem *Phleum* aufwuchsen, steigert sich das Verhältniss von Internodiumlänge zur Blattlänge, und kann 3,5 : 1 betragen.

Wir sehen also, dass auch die für *A. lanceolatus* var. *subalpinus* von Sterneck angeführten Merkmale zum wesentlichen Theil nicht stimmen und präcisiren als Ergebniss unserer Kulturen:

4. die Heranziehung von Merkmalen, welche die Verzweigung (ob überhaupt verzweigt oder nicht, ob reicher oder spärlicher verzweigt) betreffen, ferner die Stellung der Seitenzweige, Länge der Internodien und Blätter, sind zur Kennzeichnung der Arten der Gattung *Alectorolophus* und wohl aller Rhinanthaceen-Gattungen nicht oder nur eingeschränkt und bedingungsweise brauchbar. Alle diese Verhältnisse sind allgemein von den Ernährungsbedingungen und dem Belichtungsmaass in hohem Grade abhängig; sie dürften darum bei allen Pflanzen mit einer gewissen Vorsicht zu gebrauchen sein, fluctuiren aber besonders stark bei diesen parasitisch sich ernährenden Gewächsen.

Die Abhängigkeit vom Grade des ermöglichten Parasitismus, die bestimmt, ob *Alectorolophus angustifolius* sich überhaupt verzweigt, ob spärlich oder reichlicher, ob die Zweigbildung früher (aus den Achseln tieferer Blätter) oder später erfolgt, wurde schon vorausgehend an der Hand eines reicheren Belegmaterials besprochen. Es wurde auch gezeigt, wie die Ausbildung von Zweigen auch dann sehr reducirt oder ganz unterdrückt werden kann, wenn der Parasit von geeigneten Wirthspflanzen dicht umgeben ist, aber unter den schattenden Wirkungen des Wirthes leidet (vergl. das p. 295 über die Kultur mit *Phleum* als Wirth Gesagte, und die Pflanzen II und III der Fig. 9, Taf. V). Der Lichtentzug wirkt hier direct die Ernährung hemmend, indem er die Assimilation herabsetzt und einengt. Doch kommt jedenfalls und vielleicht noch mehr für die kümmerliche Entwickelung (eventuell Unterdrückung) dieses Parasiten in dichtem

Grase die Thatsache in Betracht, dass die Pflanzen mitten im Ueberfluss von Wirthspflanzen dennoch vom Parasitismus gewissermassen keinen Gebrauch machen können. Durch den dicht stehenden Wirth wird die Transpiration des Parasiten ausserordentlich herabgesetzt und damit bewirkt, dass die Zufuhr von Nährsalzen, welche ja sammt dem Transpirationswasser von den Wirthen bezogen wird, eine weitgehende Einschränkung erfährt. Die Nährsalze und das nöthige Transpirationswasser sind ja aber gerade dasjenige, was die meisten halbparasitischen Rhinanthaceen in erster Linie durch Parasitismus zu erwerben trachten.

5. Die Merkmale, die Sterneck zur Unterscheidung der saison-dimorphen Arten der Gattung *Alectorolophus* anführt, an mehreren Punkten bespricht — p. 470 in der Form eines Schlüssels wie folgt giebt:

„A. Stengel unverzweigt oder nur mit wenigen, bloss im oberen Theile sich entwickelnden Seitenästen; zwischen der obersten Verzweigung und dem Blüthenstande sind keine Laubblätter eingeschaltet[1]). Blüthezeit Juni, Juli[2]). — „aestivales“.

„B. Stengel stets und meist schon im untersten Drittel verzweigt; zwischen der obersten Verzweigung und dem Blüthenstande finden sich zwei und mehr Laubblätterpaare eingeschaltet. Blüthezeit August, September. — »autumnales«.“

sind zur Unterscheidung dieser Arten nicht geeignet, da sie in die Kategorie der unter 4 angeführten Merkmale fallen. Gezeigt wurde dies eingehend durch die Kulturversuche für das Artenpaar: *A. lanceolatus* und *A. angustifolius*. Aus den unter Punkt 4 angeführten Gründen ist ihre Giltigkeit für die Gattung *Alectorolophus* allgemein zu bestreiten.

Es wurde von mir aber durch Kulturversuche gezeigt, dass das als saison-dimorph angesehene Artenpaar: *Odontites verna Bellardi* und *Odontites serotina Lam.* auf Grund ähnlicher, die

---

1) Die Momente, die Sterneck mehrfach als besonders entscheidend angiebt, sind gesperrt gedruckt.

2) Die Blüthezeit sei vorläufig ausser Spiel gelassen.

Verzweigung betreffenden Diagnosen, wie sie Hoffmann[1]) gab, ebenfalls nicht unterscheidbar ist. Ich wies für *O. serotina* nach[2]), dass sie sich diesem Schema häufig nicht fügt.

Die Arbeiten Sterneck's und Hoffmann's schliessen sich aber enge an diejenigen an, in welchen v. Wettstein, der ersteren Lehrer, zuerst die saison-dimorphen Arten durch qualitativ wesentlich dieselben Merkmale als unterscheidbar erklärt hatte. So zunächst für die Arten der Gattung *Gentiana* aus der Section *Endotricha*[3]), dann für die Gattung *Euphrasia*[4]). In einer dem Saison-Dimorphismus besonders gewidmeten Abhandlung[5]), in der er besonders die Gattungen *Gentiana*, *Euphrasia*, *Alectorolophus* und *Odontites* behandelte, giebt er in einer Textfigur auch die Schemata für eine frühblühende und eine spätblühende *Euphrasia*-Art, die in etwas veränderter Gestalt, wesentlich nach den Merkmalen, wie sie oben nach Sterneck, zur Unterscheidung der „ästivalen" und „autumnalen" *Alectorolophus*-Arten angeführt werden, in seiner Monographie der Gattung *Euphrasia* p. 44 wieder erscheint.

Mit *Euphrasia*-Arten wurden von meiner Seite nach dieser Richtung keine Kulturen durchgeführt, weil mir Saat-Material einer „Aestival"-Art fehlte. Da die Euphrasien nnn aber ebenfalls den parasitischen Rhinanthaceen zugehören, ist wohl der allgemeine Ausspruch gerechtfertigt:

6. Die von Wettstein und vor allem von seinen Schülern (Hoffmann, Sterneck) zur Unterscheidung der saison-dimorphen Arten der Gattungen *Euphrasia*, *Alectorolophus* und *Odontites* herangezogenen und besonders betonten, die Verzweigung betreffenden Merkmale sind zur Diagnosticirung dieser Arten unbrauchbar.

So wie ich indess hinsichtlich der Arten *O. serotina* und *O. verna* auf Grund der Kulturversuche zu der Erkenntniss gekommen bin, dass es in der That verschiedene Arten sind, so gebe ich dies auch bezüglich des Artenpaares *A. lanceolatus* und *A. angustifolius* zu. Allein die Diagnostik der beiden Arten ist keine

1) Beitrag zur Kenntniss der Gattung *Odontites*. Oesterr. Botan. Ztg., Bd. XLVII, 1897, p. 185.

2) Die grünen Halbschmarotzer. II, p. 434.

3) Oester. Botan. Zeitschr., 1892, p. 229 ff.

4) Monographie der Gattung *Euphrasia*. Leipzig 1896, p. 44.

5) Der Saison-Dimorphismus als Ausgangspunkt für die Bildung neuer Arten im Pflanzenreiche. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 1895, p. 307.

leichte, und am schwierigeten ist es, präcise Merkmale heraus zu finden, die demjenigen, der die Arten nicht genauer studirt hat, auf dem Wege eines Bestimmungsschlüssels ein sicherer Führer sein könnten. Unmöglich kann man Sterneck beistimmen, der p. 276 sagt: „Doch sind diese beiden Arten durch eine Reihe von Merkmalen leicht zu unterscheiden. In erster Linie sind es die habituellen Unterschiede, die auf den ersten Blick *A. angustifolius* erkennen lassen: der reich verzweigte, hohe und schlanke Stengel, die bogenförmig aufsteigenden Seitenäste, die linealen, zurückgekrümmten Blätter, die kleinen Blüthen, Kelche und Früchte und insbesondere die zwischen der obersten Verzweigung und der untersten Blüthe eingeschalteten, oft sehr zahlreichen Blätterpaare, welch letztere dem *A. lanceolatus* var. *subalpinus* m. immer fehlen und so auch von besonders kräftigen und schmalblättrigen Exemplaren des letzteren eine Unterscheidung möglich machen. Dazu kommt bei *A. angustifolius* die späte Blüthezeit, dann ferner die in eine lange Spitze ausgezogenen und den Kelch fast um das doppelte überragenden Bracteen und die kürzere Korollenröhre, die besonders auffallend zurückgekrümmt ist.“ Dass auf einen Theil dieser Merkmale gar kein sicherer Verlass möglich ist, wurde schon eingehend gezeigt. Leider scheint mir auch eine Reihe anderer wenig brauchbar zu sein, so weit ich die Sache verfolgt habe. So werden im obigen Citat die kleinen Corollen von *A. angustifolius* hervorgehoben, und in der betreffenden Diagnose desselben heisst es „Corolle 1,2 cm lang, sehr stark nach aufwärts gebogen“, in jener von *A. lanceolatus* hingegen „Corolle 2 cm lang, stark nach aufwärts gebogen“. Eine Probe ergab mir nun aber gerade für *A. lanceolatus* nur eine Corollenlänge von 1,5 cm, hingegen für *A. angustifolius* 1,8, ja 2 cm.

So schwanken bei genauerem Nachsehen die meisten Merkmale, auch die Blattgestalt; es wurde früher ja gezeigt, wie dieselbe im hohen Maasse von den Ernährungsverhältnissen beeinflusst erscheint. Am besten dürften die beiden Arten nach Kelch und Bracteen, wie ich glaube, unterscheidbar sein[1]). Auch dabei wird

1) An meinem reichen Herbarmaterial ist im allgemeinen *A. lanceolatus* durch ein freudigeres, helleres Grün, gegenüber dem sich mehr graugrün, selbst schwärzlich verfärbenden *A. angustifolius*, also durch geringeren Gehalt an Rhinanthin (vergl. Volkart, Untersuch. über den Parasitismus der *Pedicularis*-Arten. Zürich 1899, p. 40 u. f.) ausgezeichnet. Auch dieses Merkmal dürfte indess bedeutenden, individuellen Schwankungen unterliegen.



die Unterscheidung der Hungerformen vielleicht nicht gelingen. So zeigt die ohne Wirth zur Blüthe gelangte Pflanze in Fig. 1, Taf. IV von *A. lanceolatus* noch nicht die typische Bracteengestalt des Deckblattes, und ebenso kommt sie bei den Pflanzen der Reihe von Fig. 4 *(A. angustifolius)* erst andeutungsweise zur Ausprägung.

Ja wie die Kulturversuche zeigen, ist selbst die Blüthezeit der beiden Arten eine so wenig auseinanderliegende, dass sie für die Unterscheidung der Arten kaum in die Wagschale fällt. *A. lanceolatus* blühte bei der Kultur im Innsbrucker Garten am 2. Juni 1899; *A. angustifolius* ebendaselbst, im Versuchsfelde I am 17. Juni 1899, im Versuchsfelde III am 17. Juni 1900 (dieser also in zwei aufeinanderfolgenden Jahren zu gleicher Zeit)[1]). Die Blüthezeit, besser der Beginn des Blühens, liegen also nur gut 14 Tage auseinander, und spätere Pflanzen des *A. lanceolatus* blühen am gleichen Standorte noch gleichzeitig mit den früheren Pflanzen des *A. angustifolius*. Für *O. verna* und *O. serotina* war in dieser Hinsicht ein viel prägnanterer Unterschied feststellbar, das Intervall zwischen der Blüthezeit der einen und der andern betrug 2 Monate[2]).

Man wird danach auch Zweifel hegen können, ob die für die Entstehung der „saison-dimorphen" Artenpaare angeführten Momente[3]) bei den hier näher in Betracht gezogenen Arten: *A. lanceolatus* und *A. angustifolius*, Anwendung finden können. Wenn Sterneck p. 421 sagt: „Die in den Monat Juni fallende Heumahd, bezw. die etwa gleichzeitig eintretende Ueberwucherung des Grases hat eine Theilung der *Alectorolophns*-Arten in „Früh"- und „Spät-

---

1) Die Blüthezeit giebt Sterneck folgendermassen an: Für *lanceolatus* „Blüht im Juli und Anfang August auf Wiesen und grasreichen Plätzen der alpinen Region"; für die von ihm unterschiedene var. α-subalpinus Sterneck „Blüht im August, etwas später als der Typus, auf Wiesen der Thal- und Hügelregion"; für *angustifolius* „Blüht von Mitte August bis Anfang October auf Wiesen und an steinigen Stellen der subalpinen Region, an tief gelegenen, wärmeren Standorten schon etwas früher". Wie man sieht, fällt auch nach diesen Angaben der Blühbeginn für die var. subalpinus des *A. lanceolatus* und den *A. angustifolius* zusammen. Nach der Länge der Internodien, der Neigung zur Verzweigung muss ich die von mir kultivirte Pflanze als *A. lanceolatus* var. subalpinus betrachten. Vergl. übrigens das am Schlusse über diese Varietät Bemerkte.

2) Vergl. „Die grünen Halbschmarotzer. II", p. 431.

3) v. Wettstein, Der Saison-Dimorphismus als Ausgangspunkt für die Bildung neuer Arten im Pflanzenreiche. Sterneck, l. c., p. 419 u. f.

blüthige" hervorgerufen", so müssen wir bezüglich unseres Artenpaares sagen, dass *A. lanceolatus* zu spät und *A. angustifolius* zu früh blüht, und dass daher beide unter die Klinge kämen.

Für *A. angustifolius* wurde in ausführlichster Weise gezeigt, wie die Verzweigungsverhältnisse von den Ernährungsvorgängen im weitesten Sinne (inclusive Standortsbedingungen) abhängig sind, wie unverzweigte, spärlicher verzweigte und sehr reich verzweigte Exemplare je nach den Bedingungen gezogen werden können. Die weniger verzweigten Exemplare, die bei reichlich ermöglichtem Parasitismus, aber unter Einwirkung dicht stehenden Grases erwuchsen, erinnern dabei in der Wuchsform ausserordentlich an unter günstigen Verhältnissen erwachsene Pflanzen von *A. lanceolatus*.

Auch *A. lanceolatus* kann je nach den Ernährungsbedingungen in sehr wechselnder Form gezogen werden. Von der unverzweigten, ohne parasitischen Nahrungszuschuss erwachsenen, einblüthigen Hungerpflanze (Fig. 1, Taf. IV), führt eine reiche Uebergangsreihe unverzweigter aber immer reichblüthigerer Exemplare hinüber zu solchen, bei denen Verzweigung auftritt; zunächst sind es ein Paar schwächlicher Seitenzweige, dann folgen Individuen, wo dieses Zweigpaar kräftiger entwickelt und eventuell ein zweites schwaches erscheint. Auch zwei Paare kräftiger Seitensprosse und ein drittes schwächeres kam bei Pflanzen meiner Kultur vor. Meine Versuche mit *A. lanceolatus* waren von vornherein nicht so breit angelegt, wie jene mit *A. angustifolius*. So wurde z. B. nicht der Versuch gemacht, die Art zwischen Roggen zu ziehen. Trotzdem war ich geneigt, dieser Pflanze die Tendenz zuzuschreiben, auch bei kräftigster Ernährung relativ wenig Zweigpaare zu entwickeln[1]). Beobachtungen im Freien, welche im laufenden Sommer angestellt wurden, belehrten mich eines andern. Sterneck giebt für *A. lanceolatus* die Stengelhöhe mit 8—15 cm, für die von ihm unterschiedene *Var α-subalpinus*, mit 15—25 cm an. Ich war nicht wenig erstaunt, in Tauer bei Innsbruck Exemplare eines *Alectorolophus* zu sammeln, welche die respectable Höhe von 80, 90 cm, ja über einen Meter erreichen, und die doch nichts anderes sind als *A. lanceolatus*. Sterneck giebt in seiner Arbeit nur 5 Arten für Tirol an, es ist daher nicht schwer, die Entscheidung zu treffen. Eine sechste Art, welche später von Wettstein[2]) auf Grund eines Herbar-

1) Vergl. p. 301.

2) Oesterr. Botan. Ztg. 1897, p. 357. *Alectorolophus Sterneckii* spec. nov.

exemplares aufgestellt wurde *(Alectorolophus Sterneckii)*, kommt ebensowenig in Betracht, wie die wahrscheinlich auch in Tirol auftretenden *A. patulus* und *A. stenophyllus*. Durch die in eine Granne auslaufenden Bracteenzähne sind nur *A. lanceolatus* und *A. angustifollius* ausgezeichnet, und da die gesammelten Exemplare am 6. Juli in voller Blüthe standen, so muss man sich für die als „ästivale“ Art bezeichnete, nämlich *A. lanceolatus* entscheiden. Die so hochgewachsenen Exemplare waren nun zum Theil unverzweigt oder mit einem einzigen entwickelten Zweigpaare, der Mehrzahl nach aber stark verzweigt, mit 3, 4, 8 ja 10 starken Zweigpaaren. Wieder sind es die eigenartigen Ernährungsverhältnisse im weitesten Sinne, welche diese Riesenexemplare des *A. lanceolatus* erstehen lassen. Die Pflanzen wachsen zwischen *Phragmites communis*, welches Gras einen kräftigen Wirth abgiebt, andererseits aber durch seine schattende Wirkung den Parasiten zwingt, wenn er die Concurrenz ums Licht bestehen soll, seine Internodien ausserordentlich zu strecken, und seine Aeste steil, unter spitzem Winkel aufzurichten.

Es sei mir noch gestattet, eine Bemerkung zu *A. lanceolatus* und bezw. zu der von Sterneck angenommenen var. *α-subalpinus* anzufügen. Sterneck selbst sagt hinsichtlich dieser und ähnlicher Varietäten p. 419 „Da wir je nach der Höhenlage der Exemplare zahlreiche Uebergänge finden, so beweist das, dass hier die Bildungen jüngsten Datums sind, ja sich in der Gegenwart, vor unseren Augen vollziehen, weshalb auch von einer abgeschlossenen Artbildung nicht die Rede sein kann. Deshalb habe ich diese Formen als blosse Varietäten beschrieben.“ Neben der Höhenlage und jedenfalls entscheidender, wie meine Versuche mit *A. angustifolius* gelehrt haben, kommen, glaube ich, hier die wechselnden Ernährungsverhältnisse in Betracht. Zum Theil sind sie ja allerdings mit der Höhenlage verknüpft. Vergleicht man die p. 300 citirten, den Stengel und seine Verzweigung betreffenden Theile der Diagnosen, welche Typus und Varietät in erster Linie charakterisiren sollen, so kommt man auf Merkmale, die wesentlich auf Ernährungsverhältnisse rückführbar sind, wie: Stengelhöhe, Verzweigung, Internodienlänge. Die schlechten Ernährungsbedingungen erklären für den als Typus genannten, der alpinen Region angehörigen *A. lanceolatus*, die geringe Stengelhöhe (8—15 cm), die meist mangelnde Verzweigung, die viel kürzeren Internodien, welch letztere auch auf die weniger üppige Entwickelung der Wirthspflanzen und den reichen Lichtgenuss zurückzuführen sind (sich also mit den Wirkungen der Höhenlage combiniren).

Entsprechend werden die gestaltlichen Aenderungen bei der angeblichen var. *α-subalpinus* erklärbar. Ich hege darum die Ansicht, dass die var. *A. lanceolatus, α-subalpinus* kaum aufrecht zu erhalten sein dürfte und bin überzeugt, dass ich aus den Samen des vermeintlichen Typus diesen und die Varietät je nach den Ernährungsbedingungen zu ziehen vermöchte[1]).

Hingegen scheint mir vielleicht eine Varietät des *A. angustifolius* zu bestehen, auf die ich die Systematiker aufmerksam machen möchte. Pflanzen des *A. angustifolius* von Lans ober Innsbruck und ihre durch Samenaussaat gezogenen Descendenten zeichnen sich vor jenen des *A. angustifolius* von der Rofanspitze, der Hochiss und ihren Descendenten durch im allgemeinen schmälere Blätter, vor allem aber dadurch aus, dass vielfach die Blätter der Seitenäste (4—6 Paare) unterhalb der Blüthenähren bereits ihre Zähne in Grannen auslaufen lassen. Fig. 3 *c*, Taf. IV zeigt einige solche Blätter des *A. angustifolius* von Lans. Auch bei den stärksten Pflanzen, die aus den Samen des *Alectorolophus* von der Hochiss erwuchsen, fehlen solche Grannenbildungen an den Laubblättern, und treten solche erst an den typischen Bracteen auf. Wie gesagt, gilt diese Bemerkung jedoch nur als Anregung, und jedenfalls ist auch dieses ein Merkmal, das nur an gut ernährten Pflanzen zum Durchbruche gelangen wird.

Schliesslich sei mir noch eine Notiz bezüglich des *A. ellipticus* Hausknecht gestattet. Ich bezeichnete diese Art schon p. 274 als eine besonders gut charakterisirte. Ich kann der von Sterneck geäusserten Ansicht: „es wäre demnach *A. ellipticus* als eine jüngste, in der Gegenwart entstehende Art anzusehen“ (l. c., p. 421) durchaus nicht beipflichten[2]). Bei der Kultur im Garten behielt sie alle Merkmale, die sie am natürlichen Standorte hat, auf das genaueste bei. Sie scheint mir eine sehr alte, vollkommen fixirte Art zu sein, die vielleicht im Aussterben begriffen ist. Bisher

---

1) Im gewissen Sinne ist dieser Beweis schon experimentell erbracht, wenn auch in umgekehrter Weise. Aus Samen der var *α-subalpinus* (nach Sterneck), welche zur Aussaat Verwendung fanden (geerntet in der Thalregion bei Innsbruck: Wiesen nächst Kranebitten) erwuchsen Pflanzen, die zum Theil die diagnostischen Merkmale des Typus, zum Theil jene der Var. besassen (vergl. Abschnitt II, A., p. 278, die Angaben über die auf dem mit *Veronica peregrina* bepflanzten Versuchsfelde erwachsenen Pflanzen).

2) In einer späteren Arbeit (*Alectorolophus patulus* n. sp., Oesterr. Botan. Ztg. 1897, p. 433) zieht Sterneck die Art *A. ellipticus* ein und stellt selbe als Form zu *A. patulus*.

scheint nur der Standort im Höttingergraben, unter der „Frau Hütt“ bekannt zu sein. Die diagnostischen Merkmale sind von Haussknecht gut zusammengefasst[1]). Ich vermisse unter ihnen nur die Rothfärbung der Bracteen, welche einigermassen an diejenige von *Salvia Horminum* L. erinnert. Am getrockneten Material geht dieses Merkmal allerdings verloren. Sterneck hingegen führt ein weiteres Kennzeichen an, das jedoch der Richtigstellung bedarf. Er zieht *A. ellipticus* als zweite Herbstform neben *A. Kerneri*[2]) zum Typus *A. Alectorolophus* (Scop.) Sterneck = *A. hirsutus* All. und sagt p. 47: „Von *A. Alectorolophus* unterscheidet sich dieselbe durch die eingeschalteten Laubblätterpaare ganz leicht, durch die elliptischen Blätter und deren verzweigte Seitenstränge überdies auch von *A. Kerneri*, sowie allen anderen *Alectorolophus*-Arten“. Letzterer Satz ist nicht richtig; ich finde an Stengelblättern starker Pflanzen von *A. Alectorolophus*, die ich zufällig dieser Tage zu anderen Versuchszwecken vom natürlichen Standorte einbringen liess, bei allen verzweigte Seitenstränge, in dieser Hinsicht ganz entsprechend der Fig. 8, Taf. IV, in der Sterneck ein Blatt des *A. ellipticus* skizzirt. Es fehlt die Verschränkung der Seitennerven allerdings an schwächeren Pflanzen meines Herbars, und es scheint auch dies ein Merkmal zu sein, das von der kräftigen Ernährung und sonach von der Stärke der Pflanzen abhängig ist. Das Vorkommen dieser Nervenverschränkung auch beim *A. Alectorolophus* könnte man als einen Beleg für die Richtigkeit der Auffassung, dass *A. ellipticus* zu jenem Typus gehöre, ansehen, indess finde ich die verzweigten Seitenstränge sogar an Blättern starker Pflanzen des *A. angustifolius*, der doch einer ganz anderen Gruppe angehört.

Nachtrag.

Das Vorausgehende war schon seit längerer Zeit fertiggestellt, als ich in den Litteraturberichten von dem Erscheinen der „Descendenz-theoretischen Untersuchungen. I. Untersuchungen über

---

1) Tageblatt der 66. Vers. d. Naturforscher u. Aerzte, p. 368, 1894. Vorher hatte Haussknecht die Pflanze als Varietät des *A. hirsutus* beschrieben (Mitth. d. Thür. botan. Ver., Neue Folge, 2. Heft, p. 66, 1892). Diese Quelle konnte ich nicht einsehen, weiss also nicht, ob H. hier der Rothfärbung der Bracteen gedenkt oder nicht.

2) In der eben genannten Arbeit Sterneck's wird auch die Art *A. Kerneri* zurückgezogen und nur als Varietät des *A. patulus* aufgeführt.

den Saison-Dimorphismus im Pflanzenreiche" von R. v. Wettstein las[1]). Ich vermuthete hier Beziehungen zu meinen Untersuchungen und war darum bestrebt, in diese Schrift Einsicht zu nehmen, was mir auf Umwegen[2]) und nach zweimonatlicher Verzögerung der Fertigstellung dieser Studie endlich gelang.

Beziehungen zwischen der genannten Abhandlung Wettstein's und dieser meiner Arbeit, sowie zwischen dem 1898 veröffentlichten II. Theil meiner Studien über die grünen Halbschmarotzer sind in der That vorhanden. Wettstein citirt letztere auch in so weit, als er anführt, dass der Saison-Dimorphismus von *Odontites verna* und *O. serotina* durch meine Kulturversuche bestätigt wurde. Mit keinem Worte erwähnt ist jedoch der Abschnitt jener Schrift, der die Aufschrift führt „Die Bedeutung der Verzweigung für die Unterscheidung der Arten", worin ich in der hier p. 288 dargestellten Weise gegen die zur Unterscheidung der „saisondimorphen" Arten von *Odontites* und *Alectorolophus* seitens Wettstein's und seiner Schule herangezogenen Merkmale Stellung nahm. Es fällt dies um so mehr auf, als ich meine Bedenken schon dort an das Artenpaar *Alectorolophus lanceolatus* und *A. angustifolius* knüpfte, und Wettstein's neueste Schrift gerade die Gattung *Alectorolophus* sehr ausführlich behandelt, und sich speciell mit dem genannten Artenpaar besonders viel befasst.

Indirect scheint mir allerdings eine Berücksichtigung meiner im II. Theil der grünen Halbschmarotzer gebrachten Bemerkungen vorzuliegen, insofern als die zur Kennzeichnung der frühblühenden und spätblühenden Arten angegebenen Merkmale hinsichtlich der Gattung *Alectorolophus* in dieser Schrift in wesentlich umgeänderter Form erscheinen.

Während Sterneck[3]) die „autumnales" der Gattung *Alectorolophus* noch charakterisirt: „zwischen der obersten Verzweigung und dem Blüthenstande finden sich zwei und mehr Laubblattpaare eingeschaltet", finden wir nun in Wettstein's Schrift dieses Merkmal offenbar mehr in den Hintergrund gerückt, denn es heisst p. 3: „und überdies noch dadurch, dass bei den spätblühenden Arten in der Regel zwischen den

1) LXX. Bd. der Denkschriften der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Classe der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften; Wien 1900.

2) An die Bibliotheken giebt die k. Akademie die Denkschriften nur bandweise aus.

3) l. c., p. 470.

Ansatzstellen der obersten Aeste und denen der untersten Blüthen einige Blattpaare eingeschaltet sind". Eine indirecte Berücksichtigung des in Heft II der grünen Halbschmarotzer Gesagten könnte ich ferner darin erblicken, dass Wettstein gerade die Unterarten zu *A. angustifolius* in der p. 7 gegebenen Uebersicht ausserordentlich vorsichtig behandelt.

Was den directen Zusammenhang von Wettstein's Arbeit mit der vorliegenden betrifft, so ist es die Darlegung, dass bei mehreren *Alectorolophus*-Arten Artgruppen, gebildet aus je drei Arten, angenommen werden. Zunächst gliedere sich jeder Typus in zwei Formen, in eine Hochgebirgsform und in eine Form der tieferen Lagen. Die Hochgebirgsform sei nun, entsprechend der kurzen Vegetationsdauer monomorph, d. h. nicht saison-dimorph gegliedert, die Form der tieferen Regionen sei saison-dimorph gegliedert.

Nach diesen Gesichtspunkten giebt Wettstein folgende Uebersicht.

Ungegliederte Hochgebirgsform	Saison-dimorphe Formen tieferer Region	
	frühblühend	spätblühend
1. *A. Kerneri* Stern.	*A. Alectorolophus* Scop. Stern.	*A. patulus* Stern.
2. *A. pubescens* (B. H.) Stern.	*A. glandulosus* (Simk.) Stern.	*A. Wagneri* (Dg.) Stern.
3. *A. Wettsteinii* Stern.	*A. goniotrichus* Stern.	*A. ramosus* Stern.
4.[1] ?	*A. major* (Ehrh.) Rchb.	*A. serotinus* (Schönh.) Stern.
5. ?	*A. pulcher* (Schum.) Wimm.	*A. alpinus* (Baumg.) Stern.
6. ?	*A. lanceolatus* (Neilr.) Stern.	*A. angustifolius* (Gmel.) Heynh.
7.[1] ?	*A. minor* (Ehrh.) Wimm.	*A. stenophyllus* (Schur.) Stern.
8. *A. pumilus* Stern.	—	—
9. *A. Dinaricus* (Murb.) Stern.	—	—
10. *A. asperulus* Murb.	—	—

Man sieht also, dass sich die Stellung des Artenpaares *A. lanceolatus* und *A. angustifolius* inzwischen einigermassen verschoben hat, und dass dazu eine saison-dimorph nicht gegliederte Hochgebirgsform gesucht wird. Nun erscheint es mir ziemlich sicher, dass Wettstein diese Form, und die dritte Art der Gruppe, in

1) Rücksichtlich 4 und 7 wird bemerkt, dass die ungegliederten Hochgebirgsformen nachträglich aufgefunden worden seien.

der von mir als alpine Form des *A. angustifolius* in meine Kulturversuche einbezogenen Pflanze von der Hochiss, von der Rofanspitze etc. erblicken wird. Ich halte es selbst nicht für ausgeschlossen, dass diese Form theilweise von der Pflanze abweicht, als die uns der *A. angustifolius* tieferer Standorte erscheint, und vielleicht hängt damit die geringe Uebereinstimmung zusammen, die ich z. B. rücksichtlich der Angaben Sterneck's über die Blüthengrösse des *A. angustifolius* und der von mir kultivirten Pflanzen p. 305 hervorhob. Vielleicht gehören hierher auch die Merkmale, welche ich p. 309 von dem *A. angustifolius* aus Lans bei Innsbruck erwähne, wo ich von einer eventuellen Varietät desselben spreche und speciell von den eigenthümlichen, begrannten, schmalen Blättern der Seitensprosse in Fig. 3*c*, Taf. IV eine Probe vorgelegt habe. Wettstein selbst erklärt die *lanceolatus-angustifolius*-Gruppe noch nicht vollständig geklärt. Er erläutert die Möglichkeiten p. 6 eingehender, und in der Uebersicht, die er dort über den derzeitigen Stand der Systematik der Arten der Gattung *Alectorolophus* schematisch giebt, um den praktischen Bedürfnissen der Systematik Rechnung zu tragen, giebt er von dieser Gruppe (7.) folgende Eintheilung:

Arten	Unterarten
7. *A. angustifolius* (Gmel) Heynh. ampl.	*A. lanceolatus* (Neilr.) Stern. u. ?[1]) ? (*A. subalpinus* Stern.) f.[2]) *A. angustifolius* (Gmel.) Heynh. s.

Man sieht, dass Wettstein das Hypothetische dieser Zusammenstellung durch Fragezeichen bei zwei der Unterarten ausspricht. Ich erlaube mir auf Grund der Erfahrung, welche ich bei der Kultur der alpinen Form des *A. angustifolius* und des *A. lanceolatus* gewonnen habe, folgende Bemerkungen hierzu. 1. Die alpine, ungegliederte Unterart steht jedenfalls dem *A. angustifolius* näher als dem *A. lanceolatus*, und wird daher letzteren Namen kaum führen dürfen (man beachte, dass die in den Fig. 6 und 7 der Taf. IV und V dargestellten Pflanzen aus meinen Kulturen bis zur Vollkommenheit (Fig. 6) jene Tracht erreichen, die Sterneck-Wettstein von dem sicher als autumnale Form angesprochenen *A. angustifolius* (Gmel.) Heynh. fordern). 2. Die Varietät des *A. lanceolatus*,

1) Ich bezeichne die „ungegliederten Formen" mit u, die frühblühenden mit f, die spätblühenden mit s (Fussnote von Wettstein).

2) Die Aufnahme dieses Namens ist provisorisch (Fussnote von Wettstein).

subalpinus, welche Sterneck aufführt, erscheint mir, wie ich früher angedeutet habe (vergl. p. 308) für kaum aufrecht erhaltbar. Ich meine, dass die frühblühende Unterart einfach als *A. lanceolatus* (Neilr.) Stern. zu bezeichnen sein wird. 3. Mit *A. angustifolius* (Gmel.) Heynh. als spätblühende Art bin ich einverstanden. Damit wäre auch ein Einklang erreicht, mit den Ausführungen, die v. Wettstein p. 40, 41 seiner Abhandlung bringt, wo er erklärt, dass er den Fall, dass die Stammarten den spätblühenden ähnlich sehen, für den weitaus häufigsten halte, wofür eine eingehende Begründung beigebracht wird (die Ausführungen, die Wettstein p. 6 zu den Artpaaren *A. lanceolatus-angustifolius* und *A. pulcher-alpinus* bringt, lauten allerdings nicht in diesem Sinne).

So weit schien mir ein Eingehen auf Wettstein's neueste Arbeit geboten. Ich glaube, dass in meinen Kulturen einiges Material zur Klärung der *lanceolatus-angustifolius*-Gruppe gegeben ist.

Das wesentliche Resultat dieses Abschnittes vorliegender Arbeit, gezeigt zu haben, wie sehr die Tracht im allgemeinen, Blattausgestaltung und besonders die Verzweigungsverhältnisse von den Ernährungsbedingungen abhängig sind, wie vorsichtig und schwierig sich die Verwerthung solcher Merkmale für die Classification gestaltet, bleibt, glaube ich, unberührt, mag meine als hauptsächlichstes Beweismaterial gezogene Pflanze aus der hochalpinen Region sich als geographische Parallel-Art zu *A. angustifolius* der tieferen Region herausstellen, oder als *A. angustifolius* der älteren Auffassung gelten. Denn sicher gelingt es auch mit dem *A. angustifolius* der tieferen Region, je nach Auswahl der Ernährungsbedingungen, eine gleich reiche Stufenleiter von der unverzweigten, zwergigen Hungerform bis zur reichst verzweigten, mächtigen Pflanze zu ziehen, wie sie mit den Samen der Pflanzen von der Hochiss erzielt und in den Fig. 3—9 der Taf. IV und V zur Darstellung gebracht wurde. Im Falle eines Zweifels bin ich auch bereit, das Experiment mit Samen der Pflanze der tieferen Region (Lans bei Innsbruck) zu wiederholen.

III. Zur Frage nach der Vertretbarkeit des Parasitismus durch Saprophytismus.

Kulturversuche mit *Odontites verna* Bellardi.

Schon in meiner ersten Abhandlung über die grünen Halbschmarotzer habe ich die Frage aufgeworfen, ob *Odontites verna*,

bei Ausschluss des Parasitismus, wenn Gelegenheit hierzu geboten, als Saprophyt sich bethätigen könne, und ob sie unter solchen Bedingungen auch Haustorien bilde. Da *Melampyrum pratense* nach Koch[1]) in der Hauptsache als Saprophyt leben soll, und zweifellos auch todtes Material mittelst Haustorien ergreift, war die Frage naheliegend. Der erste diesbezügliche Kulturversuch misslang[2]). In der Folge wurden zwei weitere eingeleitet, die ich im Nachstehenden besprechen will.

1. Versuch.

Am 11. März 1899 wurden zwei grössere Töpfe mit noch wenig zersetztem Humus, bestehend aus morschen Zweig- und Holzstücken, halb verwesten Blättern und spärlichem, feinerem Detritus mit je 10—20 Samen der *Odontites verna* beschickt. Der Humus war nicht sterilisirt worden, was zur Folge hatte, dass von den reichlich aufgegangenen Keimpflänzchen (Ende April) durch massenhaft vorhandene Insecten-Larven und dergleichen ein Theil angenagt wurde und einging. Doch blieben in beiden Töpfen genügend Pflanzen zurück, so dass diese Einbusse ohne Belang blieb.

Die beiden Kulturen sollen ihren Ergebnissen nach nun tagebuchartig kurz skizzirt werden.

Topf I. 16. Mai: Den Bestand bilden 7 Pflanzen; sie entwickeln das 2. Laubblattpaar und sind stark chlorotisch. 12. Juni: Bei einer der 7 Pflanzen vertrocknet der Gipfel. Die chlorotischen Erscheinungen sind etwas zurückgegangen. 27. Juni: Je 3 und 3 Pflanzen stehen in Gruppen zusammen und sind nur wenig chlorotisch. Die 7., mit vertrocknetem Gipfel und 2 Paaren chlorotischer Laubblätter (Kotyledonen grün), steht isolirt. Die stärkste Pflanze entwickelt das 7. Laubblattpaar. 30. Juli: 6 Pflanzen leben, die stärkste hat 15, die nächst folgende 13 Blätterpaare. Die Chlorose ist bei diesen Pflanzen bedeutend geringer als gleichzeitig an den Pflanzen des Topfes II. 21. Sept.: Alle 6 Pflanzen leben noch, alle sind zur Blüthe gekommen und blühen zum Theil (3) noch. Die schwächste Pflanze hat 3 Blüthen und einige, wahrscheinlich obliterirende Blüthenknospen. Die nächst stärkere

1) Ueber die directe Ausnutzung vegetabilischer Reste durch bestimmte chlorophyllhaltige Pflanzen. Ber. d. D. Botan. Gesellsch., V. Bd., 1887, p. 350.

2) „Die grünen Halbschmarotzer. II“, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXI, p. 105.

reift 10 Kapseln, die dritte hat zwei schwache Seitenzweige, welche noch nicht blühen, am Hauptspross etwa 20 reifende Kapseln.

Bei den drei übrigen, stärkeren Exemplaren blühten auch 2—3 Seitensprosse. Am Hauptsprosse 20 Kapseln, an den Seitensprossen 10 (den stärksten) bis 3 (den schwächsten).

Die Kultur wurde nunmehr ausgetopft, und das Wurzelwerk mit möglichster Schonung freipräparirt. Haustorien wurden reichlich gefunden, zum Theil ansitzend den Wurzeln der *Odontites*. Die Pflanzen hatten sich gegenseitig ergriffen. Viele Haustorien wurden abgetrennt, ohne Zusammenhang beobachtet. Grössere Partien der Wurzeln häufig haustorienlos. Viele vermodernde Holz- und faulende Aststückchen waren einfach von den Wurzeln durchwachsen, ohne dass Haustorien gebildet worden wären. Nur ein Fall ist sicher, dass einem faulenden Holzstückchen ein Haustorium aufsass, ein zweiter schon zweifelhaft. Hingegen wurden Haustorien in grösserer Zahl, 6—7 an einem Wurzelstück gefunden, das der Innenseite der Testa eines grösseren, verwesten Samens anlag (vergl. Fig. 10, Taf. V).

Topf II. 5. Mai: Einige Pflanzen entfernt, ihre Wurzeln auf Haustorien untersucht. Solche nicht gefunden, hingegen konnte wieder die Thatsache bestätigt werden, dass *Odontites verna* relativ reicher Wurzelhaarbildung fähig ist[1]). 8 Pflanzen wurden in der Kultur belassen; die 2 stärksten entwickeln das 2. Laubblattpaar. Das 1. Paar ist etwas chlorotisch. 16. Mai: Stärkste Pflanze in der Entwickelung des 3. Laubblattpaares. Alle 8 Pflanzen auffallend chlorotisch. 12. Juni: Die Chlorose ist etwas zurückgegangen. Die stärkste entwickelt das 6. Laubblattpaar; bei ihr tritt die Chlorose am wenigsten hervor. 27. Juni: Alle 8 Pflanzen leben. Die stärkste Pflanze hat 9 Paar Laubblätter, sie und die ähnlich starken sind nur wenig chlorotisch. Vier Pflanzen stehen einander mehr genähert, die übrigen isolirt. Die schwächste Pflanze hat das 5. Laubblattpaar angelegt, doch sind ihre Kotyledonen und das folgende Blattpaar vertrocknet.

30. Juli: Die letzt erwähnte Pflanze ist eingegangen, die übrigen 7 leben und zeigen die Chlorose wieder recht ausgeprägt. Die stärkste Pflanze hat 17, die schwächeren haben 9 Paar Laubblätter. Zwei Pflanzen sind gewissermaassen dominirend geworden.

---

1) Vergl. „Die grünen Halbschmarotzer. I“, p. 85.

Die Kultur wird an diesem Tage behufs Prüfung des Wurzelsystems aufgelassen. Dasselbe zeigt sich sehr zart, aber reich entwickelt. Die Wurzeln durchwuchsen die Humuspartikel, faule Holzschilfer und dergleichen oft auf weite Strecken, doch nirgends konnten an solchen Stellen Haustorien nachgewiesen werden. In spärlicher Zahl wurden Haustorien gefunden, mit welchen sich die Wurzeln gegenseitig ergriffen hatten.

2. Versuch.

Dieser Versuch wurde in zwei Parallel-Reihen zu je 8 Töpfen gemacht. In der einen wurden die wirthslosen Pflanzen in mit Flusssand, in der andern in mit wenig zersetztem Humus gefüllten Töpfen gezogen. In jedem Topfe wurden 2—3 Samen von *Odontites verna Bellardi* ausgesät. Um Schädigungen des Wurzelwerks durch Insectenlarven oder dergleichen hintanzuhalten wurde das Substrat vorher in strömendem Dampf sterilisirt.

1. Reihe. Sandkultur. Anbau der *Odontites*-Samen 16. Sept. 1898.

I. Topf. Keine Keimung, wurde den 27. April cassirt.

II. Topf. Den 18. Februar 1899 eine Keimpflanze, den 10. März die zweite erschienen. 17. März: Das zuerst erschienene Pflänzchen schon relativ stark. Chlorose keine bemerkbar. 2. April: Die stärkere Pflanze entwickelt das 4. Laubblattpaar, die schwächere das 3. 27. April: Erstere Pflanze entwickelt das 5. Laubblattpaar, ihre Kotyledonen vertrocknen. Schwächere Pflanze 3 Paar Laubblätter. 28. Mai: Stärkere Pflanze 8 Paare lebender Laubblätter, eines und die Kotyledonen vertrocknet. Schwächere Pflanze 5 Paare Laubblätter. 14. Juni: Kotyledonen und die 5 folgenden Blätterpaare sind bei der stärkeren Pflanze abgestorben, 7 Paare lebend. Bei der schwächeren Pflanze 3 Blätterpaare abgedorrt, 6 lebend. 4. August: Bei der stärkeren Pflanze 9 Blätterpaare vertrocknet, 5 lebend, bei der schwächeren 5 verdorrt, 6 lebend. 8. Sept.: Die stärkere Pflanze hat eine Blüthe entwickelt.

III. Topf. 8. März: Ein Pflänzchen aufgegangen. 27. April: Das 3. Laubblattpaar entwickelt sich. Schwache Anzeichen von Chlorose. 14. Mai: 4. Laubblattpaar sichtbar, Chlorose nicht mehr bemerkbar. 28. Mai: Pflanze aus dem Topfe verschwunden (vermuthlich durch einen Vogel verschleppt).

IV. Topf. Den 8. und den 10. März geht je ein Pflänzchen auf. 27. April: Eine Pflanze kräftiger, entwickelt das 5. Laubblattpaar; die schwächere das 4. Diese Pflanze etwas chlorotisch. 14. Mai: Die stärkere Pflanze sehr kräftig. 7 Blätterpaare, die schwächere 5; Chlorose nicht mehr bemerkbar. 28. Mai: Stärkere zeigt das 9. Blattpaar angelegt, die Kotyledonen und das folgende sind abgestorben. Schwächere Pflanze 7 Blätterpaare, Kotyledonen sterben ab. 14. Juli: Stärkere Pflanze mit 7 abgestorbenen, 8 lebenden Blätterpaaren. Pflanze stark, die best gediehene aller Sandkulturen. Die schwächere Pflanze mit 6 abgedorrten und 6 lebenden Blätterpaaren. 4. August: Stärkere Pflanze 10 verdorrte 9 lebende, schwächere 8 verdorrte 7 lebende Laubblätterpaare. 10. Sept.: Beide Pflanzen blühen, die stärkere hat 1 Blüthe und 5 Knospen, die schwächere 1 Blüthe.

V. Topf. 8. März: Zwei Keimlinge aufgegangen. 27. April: Beide Pflanzen eingegangen (in Folge Knickung beim Oeffnen des Fensters).

VI. Topf. 13. Febr. 1899: Drei Pflänzchen aufgegangen. 17. März: Pflänzchen schon stark, keine Spur von Chlorose. 27. April: Das stärkste Pflänzchen entwickelt das 4., die andern das 3. Laubblattpaar; bei einem derselben die Kotyledonen schon abgestorben. 14. Mai: Eine Pflanze hat 6, die andern beiden 5 Laubblätterpaare; bei diesen die Kotyledonen vertrocknet. 12. Juni: Auch bei der stärksten Pflanze die Kotyledonen abgestorben; sie hat 8 Laubblätterpaare. Bei den beiden andern 3 abgestorbene und 5 lebende Blätterpaare. 14. Juni: An der stärksten Pflanze sind 3 abgedorrte und 11 lebende, zwergige Blätterpaare vorhanden. Von den beiden andern ist die eine auch schon am Gipfel abgedorrt — es frass eine kleine Raupe daran. Die dritte hat 4 abgestorbene, 6 lebende Blätterpaare. 4. August: Die eine Pflanze ist eingegangen. Von den überlebenden hat die eine 5 verdorrte, 8 lebende, die andere 4 abgestorbene und 11 lebende Blätterpaare. 3. Sept: Eine der Pflanzen hat 2 Blüthen entfaltet.

VII. Topf. 19. März: Ein Keimling erschienen. 27. April: Das Pflänzchen entwickelt das 3. Laubblattpaar; eine Andeutung von Chlorose vorhanden. 14. Mai: 4. Laubblattpaar vorhanden, Chlorose nicht mehr bemerkbar. 28. Mai: 5. Laubblattpaar, Kotyledonen und folgendes Blattpaar im Absterben. 12. Juni: Kotyledonen und 2 Paar Laubblätter abgestorben, 3 Paar lebend, aber chlorotisch. 14. Juli: 3 abgestorbene, 5 lebende Blätterpaare.

Chlorose bemerkbar. Auch hier eine Raupe abgenommen. Die Pflanze sehr schwach. 4. August: Pflanze abgestorben.

VIII. Topf. Am 16. März ein Same aufgegangen. 2. April: Pflänzchen abgestorben.

2. Reihe. Humuskultur. Anbau der *Odontites*-Samen 29. October 1898.

I. Topf. Keine Keimung, wurde am 14. Mai 1899 beseitigt.

II. Topf. Den 14. Febr. der erste, den 20. Febr. der zweite Same gekeimt. 17. März: Das erst aufgegangene Pflänzchen hat 2 Laubblätterpaare, an beiden Chlorose bemerkbar. Der zweite Keimling kann die Testa nicht abstreifen. 27. April: Letzteres ist bis heute nicht erfolgt. Das andere Pflänzchen entwickelt das 5. Laubblattpaar; Chlorose deutlich. 28. Mai: Das eine Pflänzchen, das die Kotyledonen nicht befreien konnte, abgestorben; das andere hat 9 Blätterpaare, Chlorose bemerkbar. 12. Juni: Das Pflänzchen hat 12 Paare Laubblätter, etwas chlorotisch; Kotyledonen abgestorben. 14. Juli: Kotyledonen und 2 Blätterpaare abgestorben, 18 lebende. In der Achsel des 14. und 15. Paares sind Knospen angelegt. 4. August: Die Pflanze relativ sehr stark, die kräftigste Einzelpflanze in der ganzen Kulturreihe. Sie hat 11 abgestorbene Blätterpaare unten, 21 Paar lebender mit zwischenliegenden gestreckten Internodien, darüber noch den Gipfelschopf weniger entwickelter Blätter. Das 7., 8., 9., 10. und 11. der lebenden Blätterpaare tragen Achselknospen. Die des 10. und 11. Paares dürften sich zu blühenden Seitensprossen entwickeln. Der Hauptspross hat, vom 16. lebenden Blattpaare an, Blüthenknospen angelegt. 16. August: Die Pflanze hat 30 Blüthen. Von dieser Pflanze wurde am 20. Sept. das Wurzelwerk einer möglichst genauen Untersuchung unterzogen. Haustorien wurden dabei keine gefunden.

III. Topf. Am 22. Febr. keimt der erste, am 4. März der zweite Same. 2. April: Beide Pflanzen haben das 2. Laubblattpaar gebildet; Chlorose bemerkbar. 27. April: Das eine der Pflänzchen stirbt vom Gipfel her ab; das andere Pflänzchen hat 3 Paar Laubblätter; Chlorose noch vorhanden. 14. Mai: Das eine Pflänzchen ist abgestorben. Die zweite Pflanze zeigt das 5. Laubblattpaar angelegt, die chlorotischen Erscheinungen sind eher etwas gemildert. 28. Mai: Die überlebende Pflanze hat 6 Laubblätterpaare, das unterste beginnt sich zu verfärben. Chlorose bemerkbar. 14. Juli:

Kotyledonen und 1. Laubblattpaar abgestorben, 14 Paar lebender. Chlorose ziemlich stark. 4. August: 4 Paar abgestorbener, 18 Paar lebender Blätter, überdies Gipfelschopf unentwickelter. Pflanze ziemlich schwach, die unteren Blätter chlorotisch. 8. Sept.: Die Pflanze hat 3 Blüthen und 1 Blüthenknospe.

IV. Topf. Der eine Same keimte am 22. Febr., der andere am 7. März 1899. 2. April: Die beiden Pflänzchen haben das 2. Laubblattpaar gebildet; Chlorose zeigt sich noch nicht ausgesprochen. 27. April: Die eine Pflanze hat 4, die andere 3 Laubblätterpaare. Erstere ist deutlich chlorotisch. 28. Mai: Beide Pflanzen haben je 7 Laubblätterpaare, und erscheinen kräftig. Chlorose bemerkbar. 12. Juni: Bei beiden Pflanzen sind 12 Laubblätterpaare vorhanden. 14. Juli: Eine Pflanze ist etwas stärker; bei ihr stirbt ein Kotyledo ab, 18 Paar Laubblätter leben. Bei der schwächeren Pflanze sind die Kotyledonen und das folgende Blattpaar abgestorben, 17 Blätterpaare lebend. Die Chlorose ist an beiden Pflanzen bemerkbar, sie sind gelbgrün. 4. August: Bei der stärkeren Pflanze sind 4 Blätterpaare abgestorben, 23 Paar und der Gipfelschopf noch nicht ausgebildeter Blätter leben. Das 9. lebende Blattpaar trägt verkümmernde Achselknospen, die drei folgenden Achselsprosse mit 1—3 Paaren entwickelter Blätter. Das 13. Blattpaar trägt stärkere Seitensprosse, welche zur Blüthe gelangen dürften. Das 14. Blattpaar ist steril, vom 15. ab sind Blüthenknospen, zum Theil schon sehr kräftige, vorhanden. Die schwächere Pflanze zeigt neben den abgestorbenen Kotyledonen 19 lebende Blätterpaare, überdies den Gipfelschopf unentwickelter Blätter. Seitenzweige und Blüthenknospen sind bisher nicht sichtbar. 16. August: Die stärkere Pflanze blüht, sie hat 50 Blüthen. Ueber die schwächere Pflanze fehlt eine Notiz[1]).

V. Topf. Die beiden Samen keimen den 22. und 28. Febr. 1899. 2. April: Die beiden Pflänzchen stehen unmittelbar nebeneinander. Das eine lässt das 2. Laubblattpaar erkennen, das andere ist etwas zurück. 27. April: Beide Pflanzen haben 3 Blätterpaare, eine ist etwas schwächer. Chlorose bei beiden angedeutet. 14. Mai: Stärkere Pflanze 5 Blätterpaare, schwächere 4. Die Chlorose geht eher zurück. 28. Mai: Die stärkere Pflanze 7, die schwächere 5

1) Ueber die Zahl der Blüthen nämlich; hingegen ist allgemein vermerkt, dass in allen Töpfen der Humuskulturen, in denen zwei Pflanzen standen, beide zur Blüthe gelangten.

Blätterpaare, bei letzterer Chlorose angedeutet. 12. Juni: Die eine Pflanze besonders kräftig; Kotyledonen abgestorben, 10 Paare lebender Blätter. Schwächere Pflanze mit 8 Blätterpaaren. 14. Juli: Bei der starken Pflanze ist auch das Blattpaar ober den Kotyledonen abgestorben, 18 Paare leben. In der Achsel des 15. Knospen bemerkbar. Die schwächere Pflanze hat 15 Blätterpaare. Chlorose besonders an den 5 letzten bemerkbar. 4. Aug.: Die stärkere Pflanze hat 8 Paare abgestorbener, 18 lebender Blätter, darüber noch den Endschopf unentwickelter. Vom 10. Paar an sind Seitenachsen angelegt, vom 15. ab werden dieselben zu Blüthenknospen. Die schwächere Pflanze hat 11 Paare verdorrter, 13 lebender Blätter, darüber noch eine Anzahl nicht fertig gebildeter. Die Pflanze sieht schwächlich aus, und ist zweifellos von der stärkeren in Contribution gezogen, dennoch dürfte sie zur Blüthe kommen. 16. Aug.: Die stärkere Pflanze entfaltete heute 8 Blüthen (vergl. die Fussnote p. 320).

VI. Topf. Den 28. Febr. geht eine Pflanze auf. 2. April: Man erkennt das 2. Laubblattpaar; Chlorose deutlich. 27. April: Drittes Blattpaar entwickelt; Pflanze etwas überverlängert, etwas chlorotisch. 14. Mai: 5. Blattpaar gebildet, die chlorotischen Erscheinungen gehen zurück. 28. Mai: 7 Blätterpaare, die Chlorose verschwindet. 14. Juli: Kotyledonen, das 1. Laubblattpaar, ferner ein Blatt des 2., 3., 4. Paares abstorben, 12 Paare lebender Blätter. Chlorose wieder etwas bemerkbar. 4. Aug.: 11 Paare abgedorrter, 15 Paare lebender Blätter, überdies der Gipfelschopf noch nicht ausgebildeter. Vom 12. Paare ab Blüthenknospen vorhanden. Die Pflanze wäre sicher zur Blüthe gelangt, sie wird aber behufs Untersuchung des Wurzelwerks ausgetopft. Kein Haustorium wurde gefunden.

VII. Topf. Die beiden Samen keimen am 1. und am 10. März. Am 2. April hat die ältere Pflanze 2 Laubblätterpaare, die schwächere eins. Chlorose nicht vorhanden. 27. April: Eine Pflanze hat 4, die andere 3 Blätterpaare; letztere ist ausgeprägt chlorotisch. 14. Mai: Die eine Pflanze sehr kräftig, 6 Blätterpaare; die andere entwickelt das 4. und ist sehr stark chlorotisch. 28. Mai: Die stärkere Pflanze hat 8, die schwächere 6 Laubblätterpaare. Chlorose verschwunden. 14. Juli: Bei der kräftigen Pflanze sind die Kotyledonen und 2 folgende Blätterpaare abgestorben, 16 lebend; die unteren etwas chlorotisch. Schwächere Pflanze: 16 Paare lebender Blätter, Chlorose wieder bemerkbar. 4. Aug.: die stärkere Pflanze

hat 4 verdorrte und 23 Paare lebender Blätter, den Gipfelschopf nicht ausgebildeter ungezählt. Es finden sich verkümmernde Achselsprossanlagen und kräftige Blüthenknospen. An der schwächeren Pflanze: Kotyledonen und 20 Blätterpaare lebend, über letzteren noch einige unentwickelte Blätter der Endknospe. Pflanze im ganzen schwächlich und chlorotisch. 16. Aug.: Die stärkere Pflanze hat 10 Blüthen (vergl. die Fussnote p. 320).

VIII. Topf. Ein Same keimt den 12. März. Am 27. April hat das Pflänzchen 2 Laubblätterpaare und ist deutlich chlorotisch. 14. Mai: 3 Blätterpaare, Chlorose eher zurückgehend. 28. Mai: 5 Blätterpaare, Chlorose erkennbar. 12. Juni: Kotyledonen abgestorben, 8 Paare lebender Laubblätter. 14. Juli: Auch die 2 untersten Laubblätterpaare abgestorben, 14 Paare lebend. Die unteren 6 Paare etwas gelblich gefärbt. 4. Aug.: Die Pflanze hat 4 Paare abgestorbener, 24 lebender Blätter, wobei die unentwickelten des Triebgipfels nicht mitgezählt sind. Verkümmerte Achselsprosse und angelegte Blüthenknospen sind vorhanden. Im September gelangt die Pflanze zur Blüthe; 13 Blüthen wurden gebildet.

Ueberblicken wir die vorstehenden Angaben über die beiden Kulturreihen, so ergiebt sich zunächst aus denselben ein weiterer und äusserst prägnanter Beleg für die schon früher von mir festgestellte, weitgehende Befähigung der *Odontites verna*, auch ohne Parasitismus ihren Lebenslauf zu vollenden. Schon in den Sandkulturen, wo nur von autotropher Ernährung die Rede sein kann, finden wir, dass von 12 in sieben Töpfen aufgegangenen Pflanzen 4 zur Blüthe gelangten. Das Verhältniss gestaltet sich aber noch günstiger, wenn beachtet wird, dass 5 der aufgegangenen Pflanzen dadurch ausser Betracht kommen, dass sie theils durch äussere Zufälligkeiten (Abbrechen) vorzeitig eingingen, theils durch Raupenfrass geschädigt wurden; eigentlich muss man dann sagen, von 7 Pflanzen gelangten 4 zur Blüthe. Dass auf Rechnung des Parasitismus bei dem geschilderten Entwickelungsgange der Pflanzen nichts zu setzen ist, geht daraus hervor, dass ein solcher nur zwischen den Artgenossen, den (in 3 Fällen zu zweien, in einem Falle zu dreien) im gleichen Topfe gezogenen *Odontites*-Pflänzchen möglich war, und am schlagendsten daraus, dass beide in Topf IV erwachsenen Pflanzen zur Blüthe gelangten.

Noch günstiger gestalten sich die Verhältnisse bei den Humuskulturen. Im Topfe I des I. Versuches gelangten von 7 Pflanzen 6 zur Blüthe; beim II. Versuche kamen von den in sieben Töpfen aufgegangenen 12 Pflanzen 11 zur Blüthe. Auch hier blühten entweder beide in dem gleichen Topfe aufgegangenen Pflanzen (Topf IV, V und VII), oder es blühte auch die einzeln im Topfe erwachsene Pflanze, wie in Topf VIII. Letzterer ist jene in Topf VI beizuzählen, die vorzeitig, aber mit schon gebildeten Blüthenknospen, ausgetopft und in Untersuchung gezogen wurde, und auch jene in Topf II, wo die mitaufgegangene zweite Pflanze bereits vor der Entfaltung der Kotyledonen einging und daher, wenn parasitisch angefallen, kaum wesentlich zur Ernährung der überlebenden Pflanze beigetragen haben wird.

Sehr auffällig ist ferner die Verschiedenheit der Grösse, welche die Pflanzen in der Sandkultur einerseits und in den Humuskulturen andererseits erreichten. In der Sandkultur erstanden Zwergpflanzen, wahre Hungerformen, die sich nie verzweigten, meistens nur 1 Blüthe, in einem Falle 2 Blüthen, in einem 1 Blüthe und 5 Knospen, erzeugten; in den Humuskulturen erwuchsen viel grössere Pflanzen, mit wesentlich grösseren Blättern, zum Theil mit blühenden Seitensprossen, so dass die stärkeren Pflanzen schwächeren *Odontites*-Pflänzchen, wie man sie im Freien findet, glichen. Auch die Blüthenzahl der auf Humus erwachsenen Pflanzen war bedeutend höher; es wurden an einzelnen Exemplaren bis über 30 Blüthen (oder Kapseln: Versuch I, Topf I) gezählt. Die in Topf VIII erwachsene Einzelpflanze trug z. B. 13; in Topf IV brachte es eine der Pflanzen gar auf 50 Blüthen.

Recht schlagend zeigt diesen Unterschied des Gedeihens die in Fig. 2, Taf. IV wiedergegebene, photographische Aufnahme einer Flusssand- und einer Humus-Kultur, die am 14. Juli vorgenommen wurde (natürl. Grösse). Links steht die Sandkultur Topf IV (deren beide Pflanzen später zur Blüthe gelangten), rechts die Humuskultur Topf II, deren grössere Pflanze 30 Blüthen entfaltete, während über die kleinere rücksichtlich der Zahl der Blüthen keine nähere Notiz vorliegt.

Ein weiteres Ergebniss der Kulturen ist ferner dieses, dass *Odontites verna* jedenfalls sehr wenig Neigung besitzt, Haustorien in todtes Material zu entsenden. Vollständig negativ wurde in dieser Hinsicht das Wurzelwerk der 8 Pflanzen in Topf II des Versuches I abgesucht. Desgleichen wurden keine

Haustorien an den daraufhin untersuchten Pflanzen der Humuskultur des Versuches II (Topf II und Topf VI) gefunden. Nur im Versuche I wurde an dem Wurzelwerk der daselbst aufgezogenen 6 Pflanzen ein sicherer Fall festgestellt, dass ein Haustorium einem faulenden Holzstückchen aufsass, und dass an der Innenseite der Testa eines verwesten Samens eine grössere Zahl von Haustorien sich angelegt hatte. Die Fig. 10, Taf. V zeigt dieses Wurzelstück mit Fragmenten der Testa bei 5facher Vergrösserung.

Im letzteren Falle erscheint es mir aber fraglich, ob zur Zeit der Anlage der Haustorien auch schon sämmtliche Testazellen abgestorben waren, ob der Anreiz zur Haustorienbildung nicht etwa von noch lebenden Zellen ausgegangen sein mag. Jedenfalls muss diese Testa sehr nahrungsreich gewesen sein, dafür spricht die grössere Zahl von Haustorien, welche in kurzer Folge von der Wurzel gebildet wurden. Auch in dem ergriffenen Holzsplitter mag localisirt ein Stoff vorgelegen sein, der die Bildung eines Haustoriums inducirte. Mit der Massenhaftigkeit, mit der *Melampyrum silvaticum*, das ich inzwischen aus eigenen Kulturen kennen gelernt habe, Haustorien an todtem Material bildet, hat jedoch das Verhalten von *Odontites* jedenfalls keine Aehnlichkeit. Lange Aststückchen, Holzsplitter, Rindenfragmente werden von den Wurzeln durchwachsen, ohne dass eine Spur von einem Haustorium vorliegt. In dem Sinne, wie er der Fragestellung zu Grunde lag, ist *Odontites verna* sicherlich nicht Saphrophyt[1]).

Es frägt sich nun, wie sich die ausserordentliche Förderung, welche die Pflanzen der Humuskulturen gegenüber jenen der Sandkulturen gezeigt haben, erklären lasse. Da bin ich allerdings geneigt anzunehmen, dass dies ein Ergebniss mixotropher Lebensweise sei, an die sich *Odontites* unter den gegebenen Bedingungen anzupassen befähigt zeigt; d. h. ich meine, dass die geförderte Entwickelung auf Humus mitresultirt aus der Aufnahme organischer Substanz aus dem Humus, also aus Saprophytismus, welchem parallel ging die assimilirende Thätigkeit des eigenen Chlorophyllapparates. Die Gewinnung des Nährmaterials auf saprophytischem

1) Haustorienbildung auf todtem Substrat erwähnt Höveler (Ueb. d. Verwerthung des Humus bei der Ernährung chlorophyllführender Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXIV, p. 301) für *Pedicularis palustris*.

Wege vollzog sich aber jedenfalls nicht wesentlich durch die beim Parasitismus thätigen Organe, die Haustorien, welche *Melampyrum*, wie ich später zeigen werde, in beiden Fällen verwendet, sondern auf dem gewöhnlichen Wege autotropher Pflanzen, durch die Wurzelhaare, welche, wie ich früher nachwies[1]), bei der parasitisch noch weniger ausgeprägten *Odontites verna* in noch ziemlich reichem Maasse gebildet werden können.

Die Auffassung, dass *Odontites* in den Humuskulturen sich als partieller Saprophyt entwickelt hat, liegt nahe genug, da ja allgemein bekannt ist, dass auch autotrophe[2]) Pflanzen die gelegentliche Aufnahme organischer Nahrung nicht verschmähen[3]). Insbesondere sind die befördernden Wirkungen humöser Böden auf solche mehrfach nachgewiesen worden. Frank[4]) äussert sich diesbezüglich: „Dass diese (landwirthschaftlichen und gärtnerischen Kulturpflanzen) nun auf humushaltigen Böden in ihrer Ernährung begünstigt werden, im Vergleich mit ihrer Kultur auf humuslosen Bodenarten, ist eine unbestreitbare Thatsache“. An anderer Stelle[5]) führt er zum Belege dafür einige Versuche an, aus welchen erhellt, dass Frank diese begünstigende Wirkung allerdings besonders erst einem Humusboden zuschreibt, der vorher durch einige Stunden mit Wasserdampf von 100° C. behandelt wurde. Ich erwähne dies besonders, weil in einer meiner Humuskulturen (I. Versuch, Topf I) der Humus keiner solchen Dampfbehandlung (Sterilisation) unterworfen war, er in der andern (II. Versuch, Humuskulturen in Topf I—VIII) aber eine solche Vorbehandlung erfahren hatte. In beiden Fällen entwickelten sich aber die Pflanzen wesentlich gefördert, ohne dass dem Beobachter grössere Unterschiede aufgefallen wären. Freilich, genauere Bestimmungen des Erntegewichtes wurden nicht gemacht und waren auch nicht beabsichtigt. Vielleicht verfügt *Odontites*, die normal Parasit ist, reichlicher über

1) Die grünen Halbschmarotzer, I, p. 103.

2) Ich gebrauche den Ausdruck im Sinne Pfeffer's (vergl. Pflanzenphysiologie, II. Aufl., I. Bd., p. 349), nicht im Sinne Frank's (vergl. Lehrbuch, 1892, Bd.I, p. 548).

3) Pfeffer, l. c., p. 352: „Uebrigens ist eine jede autotrophe Pflanze befähigt, ein gewisses Quantum von stickstofffreier oder stickstoffhaltiger organischer Nahrung aufzunehmen und zu verarbeiten.“ Vergl. auch O. Lövinson, „Ueber Keimungs- und Wachsthumsversuche an Erbsen in Lösungen von fettsauren Salzen unter Ausschluss von Mineralsäuren“. Botan. Centralbl., XXI. Jahrg., Bd. LXXXIII, Nr. 27, p. 1.

4) Lehrbuch der Botanik, 1892, Bd. I, p. 552.

5) Lehrbuch der Pflanzenphysiologie, Berlin, Paul Parey, 1890, p. 134.

enzymatische Stoffe, welche die aufschliessende Leistung, die der Wasserdampf auf den Humus ausübt, zu ersetzen vermögen.

Auch Höveler[1]) war durch eine Reihe von Versuchen zu zeigen bestrebt, dass der Humus für höhere Pflanzen ausnützbar sei. Insbesondere wies er auf die Thatsache hin, dass Pflanzen, welche in Gefässen kultivirt wurden, die abwechslungsweise mit Lagen von Humus und Sand gefüllt waren, ihre Wurzeln überall da, wo sie Humus- oder Moorboden passirt hatten, reichlich verzweigt zeigten, während dort, wo die Wurzeln Sand durchdrungen hatten, die Ausbildung der Nebenwurzeln fast ganz und gar unterblieb. Ferner zeigte er, dass Wurzeln in altes Holz einwachsen und dort deformirend und humificirend auf die umgebenden Zellen einwirken. Er kommt daher zu dem Schlusse[2]): „Die Pflanzen sind im Stande, organische Substanzen, als Blätter, Holz, Borke u. s. w., auch dadurch für sich zu verwerthen, dass sie durch ihre Wurzeln die Zellmembranen dieser Körper durchbohren, also auflösen, und so von Zelle zu Zelle wandern."

Eine sehr beachtenswerthe Arbeit von Reinitzer[3]) brachte nun kürzlich ein besseres Fundament bei zum Verständniss der die Pflanzenernährung begünstigenden Wirkung von Humusböden. Er unterscheidet vor allem zwischen Humus im weiteren Sinne, der Gesammtheit der organischen Gemengtheile des Humusbodens, für den auch der Begriff Mull existirt, und Humus im engeren, eigentlichen Sinne, mit dem man die braunen Huminsubstanzen bezeichnet. Wenn man den Begriff im ersteren Sinne auffasst, sei es richtig zu sagen, dass sich die Saprophyten des Humusbodens von Humusstoffen nähren, und werden sie mit Recht als Humuszehrer benannt. Von den Huminsubstanzen zeigt er aber, dass sie den Pilzen als Kohlenstoffquelle nicht zu dienen vermögen und schliesst, dass sehr wahrscheinlich das Gleiche auch für die phanerogamen Saprophyten gilt.

Weiters zeigt aber Reinitzer auch, dass die Anwesenheit von Huminsubstanzen auf das Pilzwachsthum nicht hemmend wirkt, und dass sie als Quelle der Stickstoffverbindungen ausgenützt werden können, wenn eine besondere, geeignete Kohlenstoffquelle geboten ist. Diese stickstoffhaltigen Huminsubstanzen dürften auch für die

1) Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXIV.

2) l. c., p. 315.

3) Ueber die Eignung der Huminsubstanzen zur Ernährung von Pilzen. Botan. Zeitung, 1900, I. Th., p. 59.

Stickstoffernährung der Phanerogamen überhaupt, und besonders der typischen phanerogamen Saprophyten, von hervorragender Bedeutung sein.

Da nun die Untersuchungen Koch's[1]), Stahl's[2]), sowie meine[3]), überzeugend zu der Auffassung geführt haben, dass der überwiegende Theil der Halbparasiten aus der Reihe der Rhinanthaceen wesentlich haloparasitisch ist, so wird ein beträchtliches Maass der so kräftigen Entwickelung der wirthslos auf Humus gezogenen *Odontites*-Pflanzen auf Rechnung des reichlich dargebotenen Stickstoffes zu setzen sein, während in den Sandkulturen der Vorrath an Stickstoffverbindungen naturgemäss nur ein magerer gewesen sein wird.

Man wäre geneigt zu glauben, dass die auf Humus kultivirten *Odontites*-Pflanzen den Stickstoff überwiegend in organischer Bindung aufgenommen hätten, denn im allgemeinen gilt ja der Humusboden als sehr arm an Nitraten. Doch hat Stahl[4]) kürzlich der Vermuthung Ausdruck gegeben, dass die Rolle, welche die Nitrate im Humusboden spielen, unterschätzt werde. Er wendet ein: „Vor allem ist hervorzuheben, dass Bodenanalysen uns zwar verrathen, welche Quantitäten dieser Salze in einem bestimmten Zeitpunkt im Boden enthalten sind, uns aber nichts aussagen können über die Mengen, welche im Laufe einer Vegetationsperiode entstehen. Erstens werden die salpetersauren Salze im Boden nicht absorbirt. sondern durch das Wasser fortgeführt; aber auch bei ausbleibendem Regen werden die allmählich, durch die Thätigkeit von Mikroorganismen gebildeten Nitrate sofort nach ihrer Entstehung wieder von anderen vegetabilischen Organismen, seien es nun Pilze oder grüne Pflanzen, aufgenommen und verarbeitet und entziehen sich so dem chemischen Nachweis.“ Er zeigte ferner auch, dass Humusböden, in denen chemisch höchstens Spuren von Nitrat nachweisbar waren, dennoch davon nicht unerhebliche Mengen produciren müssen. Keimlinge von *Sinapis alba* (eine Pflanze, die wegen ihres Vermögens, Nitrate in grossen Mengen aufzunehmen und zu sammeln als „Nitratdeuter“ dienen kann), welche auf Proben derselben Humusböden erwuchsen, liessen schon in den eben ausgewachsenen

---

1) Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XX, p. 22.

2) Der Sinn der Mycorhizenbildung. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIV, p. 648.

3) Die grünen Halbschmarotzer, II. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXII, p. 444, 448, 451.

4) l. c., p. 629 u. f.

Kotyledonen, mit Diphenylamin-Schwefelsäure behandelt, eine intensive Bläuung wahrnehmen.

Die parasitisch ernährten, halbparasitischen Rhinanthaceen geben nun in der Regel reichliche Nitrat-Reaction[1]). Es ist daher mit Rücksicht auf Stahl's oben mitgetheilte Befunde auch nicht ausgeschlossen, dass die *Odontites*-Pflanzen meiner Humuskulturen Nitrate in grösserer Menge aufnahmen. Leider habe ich es unterlassen, diesbezüglich Reactionen vorzunehmen. Sie hätten einen sicheren Schluss zu ziehen gestattet, in welcher Form der Stickstoff bezogen wurde.

Noch ein augenfällig zu Tage getretener Unterschied zwischen den Sandkulturen und den Humuskulturen muss berührt werden. Die Pflanzen der Sandkulturen zeigten chlorotische Erscheinungen fast gar nicht, die der Humuskulturen fast alle. Und zwar fielen diese Erscheinungen bei letzteren besonders in die erste Entwickelungsperiode, während sie später mehr und mehr zurückgingen, eventuell auch ganz verschwanden. Die Erscheinung war eine so allgemeine, dass sie kaum auf das Saatgut zurückgeführt werden kann; denn wie an anderer Stelle ausgeführt wird, sind schon einzelne Keimlinge der meisten Halbparasiten unter den Rhinanthaceen durch ausgeprägte Chlorose ausgezeichnet. Gerade bei *Odontites* ist mir dies aber am wenigsten begegnet.

Auch begann die kräftigere Entfaltung der auf Humus kultivirten Pflanzen (Versuch II), gegenüber derjenigen auf Sand, erst nach Ueberwindung dieser, durch die chlorotischen Erscheinungen ausgezeichneten Periode. Erst am 28. Mai notirte ich im Tagebuche „Die Humuspflanzen nunmehr allgemein sehr deutlich kräftiger als die der Sandkulturen".

Nach Pfeffer[2]) zersetzt der Humusboden die Eisensalze und schon darin mag eine Erklärung für das Auftreten der chlorotischen Erscheinungen an den *Odontites*-Pflanzen der Humuskulturen gelegen sein. Da aber die chlorotischen Erscheinungen im Laufe der Kultur zurückgingen und dann auch erst die kräftigere Entfaltung der Pflanzen sich vollzog, wird man zu der Auffassung gedrängt, dass das Eisen im wenig verrotteten Humus in schwerer zugänglicher Art gebunden sei, während es nach dem weiteren Vorschreiten der Zersetzung desselben für die Pflanze leichter gewinnbar wird.

---

1) Stahl, l. c., p. 648; Heinricher, „Die grünen Halbschmarotzer. III", p. 730.

2) Pflanzenphysiologie. II. Aufl., I. Bd., p. 421.

Das Nichtauftreten der Chlorose bei den in Flusssand gezogenen Pflanzen zeigt nicht unmittelbar, dass in diesem Substrat Eisen in hinreichender Menge vorhanden war; bei einem ähnlich kräftigen Wachsthum, wie es die Pflanzen der Humuskultur gezeigt haben, würden vielleicht gleichfalls chlorotische Erscheinungen eingetreten sein. Das Wachsthum der Pflanzen der Sandkulturen war offenbar schon durch den nicht ausreichenden Bezug anderer nothwendiger Nährsalze beschränkt, so dass diesem gegenüber bei den meisten Eisen in zunächst jedenfalls ausreichender Quantität vorhanden war.

Nochmals zusammenfassend, lässt sich als Ergebniss dieser Kulturen anführen:

1. Die weitgehende eigene Ernährungsthätigkeit der *Odontites verna* bestätigte sich auch hier wieder in augenfälligster Weise. In den Flusssandkulturen kamen von 7 Pflanzen 4, in den Humuskulturen von 12 Pflanzen 11 (bezw. von 19 Pflanzen 17) zur Blüthenbildung.

2. Auf Humus kultivirt kommt ein höherer Procentsatz — nahezu 90% der wirthslos kultivirten Pflanzen — bis zur Blüthenbildung, als bei Kultur auf Flusssand (57%).

3. Ferner erwuchsen auf Flusssand kümmerliche Pflanzen, die klein und unverzweigt blieben, nur verzwergte Blätter besassen und höchstens 2 Blüthen entfalteten, während die auf Humus gewachsenen eine viel kräftigere Entwickelung in allen Theilen aufwiesen, esmehrfach zur Ausbildung von Zweigen brachten und allgemein bedeutend reichlicher Blüthen ausbildeten. Einige Pflanzen brachten es bis zu 30, eine selbst bis zu 50 Blüthen.

4. Die Neigung, zur saprophytischen Ausbeutung der Humuspartikelchen Haustorien auszubilden, ist eine sehr geringe. Trotzdem dass Holztrümmer, Zweigstückchen und dergl. häufig auf weitere Strecken von Wurzeln durchwachsen wurden, konnte nur einmal an einem Holzschilfer ein Haustorium, ein andermal an einer abgestorbenen Samenschale eine grössere Zahl solcher anhaftend nachgewiesen werden. Im letzteren Falle bleibt es überdies fraglich, ob zur Zeit der Ausbildung der Haustorien die Zellen der betreffenden Samenschale nicht noch lebend waren.

5. Die kräftige Entwickelung der auf Humus wirthslos herangewachsenen *Odontites*-Pflanzen dürfte einerseits auf partieller Aufnahme organischer Substanz überhaupt aus dem Mulm beruhen.

Diese saprophyte Ernährung vollzog sich aber unter normaler Wurzelthätigkeit, in der gleichen Weise wie der Bezug der Nährsalze. In beiden Fällen kommt die für *Odontites* nachgewiesene Befähigung, Wurzelhaare in ziemlich reichem Maasse zu bilden, wesentlich in Betracht. Andererseits ist offenbar auch der reiche Stickstoffgehalt des Humus, als ein Ausschlag gebendes Moment für das gute Gedeihen der Pflanzen anzusehen, da Reinitzer gezeigt hat, dass der Stickstoff für Pilze selbst aus den Huminsubstanzen beziehbar ist, was wahrscheinlich desgleichen für phanerogame Saprophyten gilt.

6. *Odontites verna* ähnlich dürften sich wahrscheinlich bei Humuskultur alle Halbschmarotzer verhalten, für welche relativ eigene Ernährungsfähigkeit, parallel gehend mit dem Vermögen verhältnissmässig noch reicher Ausbildung von Wurzelhaaren, nachgewiesen wurde; so *Euphrasia minima* und *Alectorolophus lanceolatus.*

Vermuthlich wird auch bei diesen zur saprophytischen Ausbeutung des Humus Haustorienbildung nicht stattfinden. Sicheres in dieser Beziehung kann allerdings nur der Kulturversuch selbst erbringen.

7. Die Pflanzen der Humuskulturen zeigten in überwiegender Zahl und besonders während der ersten Entfaltung chlorotische Erscheinungen, die später mehr und mehr zurückgingen. Es mag dies vielleicht in einem anfänglich (durch festere Bindung im noch weniger zersetzten Humus) erschwerten Bezug des Eisens gelegen sein.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

Schon durch frühere Versuche war für die Angehörigen der Gattung *Euphrasia* festgestellt, dass ihnen die verschiedensten Pflanzen als Wirthe dienen können. Als unentschieden bezeichnete ich es, ob nicht vielleicht gewisse Pflanzen, wie die milchenden Euphorbien, die *Oxalis*- und *Rumex*-Arten, wegen der Beschaffenheit ihrer Säfte, als Wirthe untauglich seien. *Euphrasia Rostkoviana* wurde nun in kräftigen Exemplaren auf *Euphorbia Peplis* und *Oxalis stricta* erzogen, womit ein weiterer Beleg für die kaum stattfindende Wirthsauswahl seitens dieser Parasiten erbracht erscheint.

Neue Kulturversuche, mit Euphrasien besonders, jedoch auch mit anderen Halbschmarotzern der Rhinanthaceen *(Alectorolophus, Odontites, Bartschia)* liessen mich erkennen, dass den Erscheinungen der Chlorose, die bei wirthslos kultivirten Pflanzen sich so häufig ergeben, nicht die volle Bedeutung zukommt, die ich ihnen früher zuschrieb. Es zeigte sich nämlich, dass Chlorose sowohl bei parasitisch vorgeschrittenen Arten als bei solchen, welche noch zu ziemlich weitgehender eigener Ernährungsthätigkeit befähigt sind, bald auftritt, bald fehlen kann. Es verhält sich das Saatgut bei derselben Art sehr verschieden; offenbar erhalten die Samen in dem einen Falle ausreichende Mengen Eisen als Reservevorrath mit, das andere Mal sehr spärliche. Dies wird von den diesbezüglich mehr oder minder günstigen Lebensverhältnissen der samenbringenden Pflanzen abhängen. Keinesfalls kann die Chlorose allein als Indicator für die Vorgeschrittenheit des Parasitismus gelten. Auch ist es nicht nothwendig, dass die Chlorose bei wirthsloser Kultur in späteren Entwickelungsstadien der Pflanze eintritt. Ist der im Samen aufgespeicherte Eisenvorrath ein grösserer, so unterbleibt die Chlorose, weil der mangelhafte Bezug auch der übrigen Nährsalze eine gedeihliche Entwickelung hemmt, und für die durch jenen ermöglichte Entwickelung das vorhandene Eisen ausreicht. Auch das Plus oder Minus an Eisen im Boden, bezw. die leichtere oder schwerere Erwerbbarkeit des Eisens wird hierbei eine Rolle spielen; eine geringe bei vorgeschrittenen Parasiten, mit fallen gelassener normaler Wurzelthätigkeit, eine grössere bei minder vorgeschrittenen, welche noch einer bedeutenderen eigenen Ernährungsthätigkeit fähig sind, deren Wurzeln noch reichlicher Wurzelhaare zu bilden vermögen (*Euphrasia minima*, *Odontites verna*).

Auch für die *Alectorolophus*-Arten sind die Dikotyledonen als Wirthe vollständig geeignet, gerade so, wie dies vorher für das Genus *Euphrasia* gezeigt wurde. Drei der in Kultur genommenen Arten: *Alectorolophus ellipticus*, *A. lanceolatus* und *A. angustifolius* gelangten auf Angehörigen sehr verschiedener Familien der Dikotyledonen zur vollen Entwickelung. Man ist daher nicht berechtigt, die Monokotyledonen als diejenigen Pflanzen zu bezeichnen, „die für die Ernährung der *Alectorolophus*-Arten fast ausschliesslich in Betracht kommen".

Eine irgend erhebliche Wirthsauswahl findet auch seitens der Arten der Gattung *Alectorolophus* nicht statt.

Unterschiede in der Leistungsfähigkeit verschiedener Nährpflanzen traten augenfällig hervor. Die Leistungsfähigkeit ist aber nicht so sehr von der Pflanzenart, als von der Weise ihres Auftretens abhängig. Gräser sind wegen ihres Reichthums an Faserwurzeln für den Parasiten sehr geeignet. Zu dichter Stand aber erdrückt denselben; nicht nur wird durch Schattenwirkungen die Assimilation gehemmt, sondern auch die Aufnahme der rohen Nährstoffe wird in Folge sehr herabgesetzter Transpiration, trotz des Vorhandenseins zahlreicher Haustorien, ausserordentlich eingeengt. Diese Wirkungen zeigen sich in gleicher Weise bei Dikotyledonen (*Origanum*). Das an sich kleine Gras *Poa annua*, überdies absichtlich auf magerem Boden kultivirt, liess den hinzugesäten *Alectorolophus angustifolius* nur in verzwergten Exemplaren erstehen, während ein, neben *Erigeron Canadensis* aufgegangenes Individuum zur verhältnissmässig riesigen Pflanze wurde. Auch das Alter der Nährpflanze kann auf das Maass der vom Parasiten erreichten Grössendimensionen Einfluss nehmen. Schwache, einjährige Pflanzen von *Veronica peregrina* liessen den Parasiten viel geringere Grösse erreichen, als dies der Fall war, wenn kräftige, zweijährige Pflanzen der gleichen Art die Rolle des Wirthes übernahmen. Offen gelassen wird die Frage, ob Pflanzen mit Mycorhizen als Wirthe geeignet sind. Die Beobachtung der relativ schlechten Entwickelung des *Alectorolophus* auf *Lotus corniculatus* gab dazu Veranlassung. Es wäre denkbar, dass den Halbparasiten gerade der Bezug von rohen Nährstoffen, vor allem von Nitraten, Bedürfniss ist, weil er gewissermassen in ihr gewohntes Getriebe passt, und dass die obligatmycotrophen Pflanzen, welche ihnen das nicht zu bieten vermögen, als Wirthe nur eine weniger günstige Entfaltung derselben zuliessen.

Auch unter den *Alectorolophus*-Arten wurde eine gefunden, die relativ weitgehend selbstständig entwickelungsfähig ist und von der häufiger wirthslos kultivirte Einzel-Individuen in verzwergter Form bis zur Blüthenbildung gelangen, nämlich *A. lanceolatus*. Doch kamen auch von *A. hirsutus* in neuerlichen Kulturen einige Einzel-Individuen ohne Wirth bis zur Blüthenbildung, während in früheren Kulturen diese Art wirthslos eine sehr eng begrenzte Entwickelungsfähigkeit gezeigt hatte, ja auch in Dichtsaaten, unter ermöglichter Ausnützung der Artgenossen, nur schwer ein blühendes Exemplar zu erziehen war. Dies weist darauf hin, dass auch die Entwickelungsweise des Einzel-Individuums, so wie dies früher für

die Erscheinungen der Chlorose hervorgehoben wurde, theilweise vom Saatgut abhängig ist, respective, dass Samen, die von einer sehr gut ernährten Mutterpflanze stammen, eventuell auch dann ein wirthslos bis zum Blühen kommendes Zwergpflänzchen ergeben können, wenn es sich um eine hinsichtlich des Parasitismus anspruchsvollere Art handelt, wie eine solche in *Alectorolophus hirsutus* vorliegt.

Die Kulturversuche mit den Samen einer bisher als *Alectorolophus angustifolius* bezeichneten Art, von hochalpinem Standorte, erbrachte einen vollen Beleg für den im zweiten Hefte dieser Studien ausgesprochenen Satz: „Für die parasitischen Rhinanthaceen liegt es gewissermassen in den Händen des Experimentators, die verschiedensten Stufen je nach den Ernährungsbedingungen zu ziehen, — von der unverzweigten, zwergigen und wenigblüthigen bis zur reichverzweigten und ausserordentlich reich blühenden" (Vergl. die Fig. 3—9, Taf. IV und V). Daraus folgt im Einzelnen:

1. Da obiges Ergebniss mit Samen der alpinen Form (Wuchsform) des *A. angustifolius*, welche sich dadurch auszeichnet, dass die im Hochgebirge aufwachsenden Exemplare zumeist nicht verzweigt oder spärlich verzweigt sind, gewonnen wurde, geht daraus hervor, dass die klimatischen Verhältnisse bei der Ausgestaltung des *Alectorolophus angustifolius* keinen unbedingt charakterisirenden Antheil haben, sondern dass für dieselbe in erster Linie die Ernährung maassgebend ist, welche einerseits von der Leistungsfähigfähigkeit der vorhandenen Nährpflanzen abhängig ist, andererseits vom Bezug der nothwendigen Lichtmenge. Auch die Bodenqualität dürfte nur indirect, insofern sie ein besseres oder schlechteres Gedeihen der Wirthspflanzen bedingt, in die Wagschale fallen.

2. Diagnostische Merkmale, soweit sie vegetative Organe, Grösse der Blätter und Internodien, Höhe der Stengel und insbesondere die Verzweigungsverhältnisse betreffen, wie solche von der Wettstein'schen Schule (insbesondere Hoffmann[1]) und Sterneck)[2]) in der ausgedehntesten Weise zur Charakterisirung der Arten, vor allem aber zur Unterscheidung der sogenannten saison-dimorphen Artenpaare herangezogen werden, sind zum grossen Theile unbrauchbar, oder können doch nur in eingeschränktem

1) Beitrag zur Kenntniss der Gattung *Odontites*. XLVII. Bd. der Oesterr. botan. Zeitschrift, 1897.

2) Beitrag zur Kenntniss der Gattung *Alectorolophus*, ibid. 1895.

Maasse Verwendung finden. Die Kulturversuche mit *Alectorolophus angustifolius* und *A. lanceolatus* (einem saison-dimorphen Artenpaar nach Sterneck) zeigten klar, dass diese Verhältnisse von den Ernährungsbedingungen und dem Belichtungsmaass, das den Pflanzen zu Theil wird, in hohem Grade abhängig sind. Sie wechseln besonders stark bei parasitisch sich ernährenden Pflanzen, zu denen eben die von Hoffmann und Sterneck bearbeiteten Genera *Odontites* und *Alectorolophus* gehören. Nach den Diagnosen Sterneck's wäre der grössere Theil der in den Kulturen gezogenen Individuen des *Alectorolophus angustifolius* nicht als solcher bestimmbar; ebenso würden dieselben einen Theil der Individuen als zu einer „ästivalen", einen andern als zu einer „autumnalen" Art gehörig erscheinen lassen.

3. Der Unterschied in der Blüthezeit scheint in einigen Fällen bei sogenannten saison-dimorphen Artenpaaren nur ein geringer zu sein, so dass er nicht genügenden Anhaltspunkt zur Unterscheidung der Arten bieten dürfte. Für *Odontites verna* und *O. serotina* wurde früher durch einen Versuch gezeigt, dass die Blütheperiode dieser Arten zwei Monate auseinanderliegt. Für das hier untersuchte Artenpaar *Alectorolophus lanceolatus* und *A. angustifolius* hingegen ergab sich nur ein Intervall von vierzehn Tagen zwischen dem Beginn des Blühens der einen und der andern Art; ein Theil der Individuen beider Arten blüht noch gleichzeitig.

Letzteres könnte sich auf Grund einer neuesten Veröffentlichung Wettstein's[1]) auf folgende Weise erklären lassen. W. nimmt mehrere *Alectorolophus*-Artgruppen, bestehend aus drei Arten, an, nämlich aus einer ungegliederten Hochgebirgsform, und zwei saison-dimorphen Formen tieferer Region. Auch das Artenpaar *A. lanceolatus, A. angustifolius* wird hierher gerechnet, und zwar als saison-dimorphes Artenpaar der tieferen Region, während die ungegliederte Hochgebirgsform noch nicht gefunden sei. Diese ist nun nicht unwahrscheinlicher Weise die hochalpine Form des *A. angustifolius*, welche in meinen Kulturen verwendet wurde. Ihr frühes Blühen erklärt dann die Aufzucht im Thale; während neben ihr eine später blühende *A. angustifolius*-Form der tieferen Region zu existiren scheint.

1) Descendenztheoretische Untersuchungen. I. Untersuchungen über den Saison-Dimorphismus im Pflanzenreiche. LXX. Bd. der Denkschriften der Mathem.-Naturwiss. Classe der k. Akad. Wien, 1900.



Ueber die sich dann ergebende, von **Wettstein** abweichende Gruppirung der Artgruppe vergl. den Text p. 315.

Versuche mit *Odontites verna*, angestellt in erster Linie zur Entscheidung der Frage, in wie weit und ob der Parasitismus durch Saprophytismus ersetzbar sei, ob auch zum Zwecke saprophytischer Nahrungsaufnahme Haustorien gebildet werden, zeitigten folgende Ergebnisse:

1. Die weitgehende eigene Ernährungsthätigkeit der *Odontites verna* bestätigte sich neuerlich in der augenfälligsten Weise. In Flusssandkulturen kamen von 7 Pflanzen 4, in Humuskulturen von 12 Pflanzen 11 (bezw. von 19 Pflanzen 17) ohne Wirth zur Blüthenbildung.

2. Im Humus kultivirt kommt demnach ein höherer Procentsatz, nahezu 90 % der wirthslos gezogenen Pflanzen, bis zur Blüthenbildung; bei Kultur auf Flusssand hingegen nur 57 %.

3. Ferner erwuchsen auf Flusssand kümmerliche Pflanzen, die klein und unverzweigt blieben, nur verzwergte Blätter besassen und höchstens zwei Blüthen entfalteten, während die auf Humus gewachsenen eine viel kräftigere Entwickelung in allen Theilen aufwiesen, es mehrfach zur Ausbildung von Seitensprossen brachten und allgemein bedeutend reichlicher blühten. Einige Pflanzen brachten es bis zu 30, eine selbst bis zu 50 Blüthen.

4. Die Neigung, zur saprophytischen Ausbeutung der Humuspartikelchen Haustorien auszubilden, ist eine sehr geringe. Trotzdem, dass Holztrümmer, Zweigstückchen und dergleichen häufig auf weitere Strecken von Wurzeln durchwachsen wurden, konnte nur einmal an einem Holzschilfer ein Haustorium, ein andermal an einer abgestorbenen Samenschale eine grössere Zahl solcher anhaftend nachgewiesen werden. Im letzteren Falle bleibt es überdies fraglich, ob zur Zeit der Ausbildung der Haustorien die Zellen der betreffenden Samenschale nicht noch lebend waren.

5. Die kräftige Entwickelung der auf Humus wirthslos herangewachsenen *Odontites*-Pflanzen dürfte einerseits auf partieller Aufnahme organischer Substanz überhaupt, aus dem Mulm, beruhen. Diese saprophyte Ernährung vollzog sich aber unter normaler Wurzelthätigkeit in der gleichen Weise wie der Bezug der Nährsalze. In beiden Fällen kommt die für *Odontites* nachgewiesene Befähigung, Wurzelhaare in ziemlich reichem Maasse zu bilden, wesentlich in Betracht. Andererseits ist offenbar auch der reiche Stickstoffgehalt des Humus als ein Ausschlag gebendes Moment

für das gute Gedeihen der Pflanzen anzusehen, da **Reinitzer** gezeigt hat, dass der Stickstoff für Pilze selbst aus den Huminsubstanzen beziehbar ist, was wahrscheinlich desgleichen für phanerogame Saprophyten gilt.

6. *Odontites verna* ähnlich dürften sich bei Humuskultur wahrscheinlich alle Halbschmarotzer verhalten, für welche relativ eigene Ernährungsfähigkeit und Hand in Hand damit das Vermögen zu verhältnissmässig noch reicher Ausbildung von Wurzelhaaren nachgewiesen wurde; so *Euphrasia minima* und *Alectorolophus lanceolatus*.

7. Die Pflanzen der Humuskulturen zeigten in überwiegender Zahl und besonders während der ersten Lebensperiode chlorotische Erscheinungen, die später mehr und mehr zurückgingen. Es mag dies in einem anfänglich (vielleicht durch festere Bindung in noch weniger zersetztem Humus) erschwerten Bezug des Eisens gelegen sein.

Innsbruck, Botanisches Institut, den 28. Juli 1901.

Figuren-Erklärung.

Man beachte die ungleiche Vergrösserung. Bei Vergleichs-Objecten wurde zwar die gleiche Vergrösserung angestrebt, doch konnte sie nicht durchwegs zur Ausführung gelangen. So sind die Bilder von *Alectorolophus angustifolius* in den Fig. 4, 5, 7 und 8 auf $^1/_2$, jene in den Fig. 6 und 9 jedoch auf $^1/_3$ verkleinert.

Tafel IV.

Fig. 1. *Alectorolophus lanceolatus* (Neilr.) Sterneck. Wirthslos erwachsenes, blühendes Pflänzchen. Nat. Gr.

Fig. 2. *Odontites verna.* Je zwei Individuen wirthslos kultivirt; links im Flusssand, im rechten Topfe im Humus, Nat. Gr.

Fig. 3. *Alectorolophus angustifolius.* *a* Ganze Pflanze, ohne parasitischen Nahrungszuschuss, oder doch mit minimalem gewachsen, daher verzwergt. Nat. Gr. *b* Das Blatt einer gleichalterigen, auf *Secale cereale* parasitirenden Pflanze derselben Art. Nat. Gr. *c* Laubblätter von *Alectorolophus angustifolius*, durch besondere Schmalheit ausgezeichnet, sowie dadurch, dass die Grannenbildung nicht streng auf die Bracteen beschränkt erscheint. Nat. Gr.

Fig. 4. *Alectorolophus angustifolius* (Gmel.) Heynh. Drei Pflänzchen, welche auf steinigem Kulturfelde mit sehr geringem, parasitisch erworbenem Nahrungszuschuss aufwuchsen. $^1/_2$ nat. Gr.

Fig. 5. *Alectorolophus angustifolius.* Pflanzen von dem gleichen Kulturfelde wie jene in Fig. 4. Parasitismus reichlicher ermöglicht. $^1/_2$ nat. Gr.

Fig. 6. *Alectorolophus angustifolius.* Kräftige Pflanze am Beginne des Blühens. Parasitirend auf Roggen, bei schütterer Saat des Wirthes. Gartenerde. $^1/_2$ nat. Gr.

Tafel V.

Fig. 7 und 8. *Alectorolophus angustifolius.* Starke Pflanzen, die zwar auf demselben steinigen Kulturfelde wie die Pflanzen der Fig. 4 und 5, Taf. IV, aber durch kräftige Wirthe mächtig gefördert, erwuchsen. $^1/_2$ nat. Gr.

Fig. 9. *Alectorolophus angustifolius.* Drei Exemplare in Gartenerde zwischen *Phleum pratense* gezogen. An allen kommen die Wirkungen der Beschattung durch die Wirthspflanzen zum Ausdruck. Sind diese stärker, so ergeben sie Kümmerlinge (III, II), die unverzweigt bleiben oder nur geringe Verzweigung aufweisen; bei günstigeren Verhältnissen kann die Verzweigung reichlicher sein (I). Im letzteren Falle prägen sich die Schattenwirkungen, wie in allen Fällen, durch überverlängerte Internodieu, überdies aber durch die steil aufgerichteten Seitensprosse, sowie durch die Ausbildung dieser im oberen Theil der Hauptachse aus. $^1/_2$ nat. Gr.

Fig. 10. Wurzelfragment von *Odontites verna* mit Haustorien. Letztere sassen, und sitzen zum Theil noch, den Resten einer verwesten Samen-Testa auf. Vergr. 5.

Ueber die Spiralstellungen der Rhodomelaceen.

Von

L. Kolderup Rosenvinge.

Mit Tafel VI.

Für die bei einigen Florideen (Rhodomelaceen) vorkommenden Spiralstellungen der haarähnlichen Seitenglieder (Blätter) hat Schwendener (880) eine mechanische Erklärung gegeben, nach welcher die jungen Blätter sich dem Stamm anschmiegen sollen und dadurch die Bildung neuer Organe verhindern, bis sie sich später in einer gewissen Entwickelungsstufe vom Stamm abheben. Es wird angenommen, dass die jungen Segmente an und für sich fähig sind nach jeder Seite hin ein Blatt zu erzeugen; die Blattbildung ist jedoch an allen Seiten verhindert durch den Druck der Blätter des letzten Stammumgangs mit Ausnahme des ältesten Blattes, welches sich vom Stamme abgehoben hat und somit die Oberfläche des Segmentes auf dieser Seite blossgelegt hat. Auf diese Weise wird zu erklären versucht, wie eine schon vorhandene Spiralstellung sich fortsetzen kann, nicht aber wie die Spiralstellung ursprünglich zu Stande kommt[1]).

Gegen diese Erklärung wurde schon zwei Jahre später von Berthold (882) eingewendet, dass sie den thatsächlichen Verhältnissen nicht entspricht, denn „ein Contact zwischen den jungen Anlagen und dem Scheitel, sowie zwischen den ersteren unter sich, ist gewöhnlich nicht vorhanden“. Zugleich behauptet er in Uebereinstimmung mit Cramer (863) und Kny (873), dass die Querwände der Scheitelzelle ursprünglich geneigt sind, indem ihr höchster

---

1) Es wird allerdings eine Erklärung gegeben von der Thatsache, dass das erste Blatt immer auf derselben Seite des seitenständigen Zweiges entsteht; diese Erklärung, welche übrigens nachher besprochen werden wird, genügt aber nicht, um das Zustandekommen der Spiralstellung zu erklären.

Punkt an derjenigen Seite sich befindet, wo das neue Organ sich bilden wird, während Schwendener annimmt, dass die Querwände ursprünglich horizontal sind und erst nachträglich durch die Entwickelung des Seitenorgans einseitig aufgehoben werden. Betreffs dieser Frage bemerkt Schwendener (883), dass Berthold's Figuren nicht überzeugend sind, da man nicht sehen kann, ob die Schrägstellung ursprünglich ist oder ob die Wand durch die Entwickelung der Organanlage aufgerichtet worden ist. Hiergegen erwidert aber Berthold (883), „dass die Aufrichtung der Wand sich zeigt, bevor sich am Scheitel irgend welche Ablenkung bemerkbar macht (Fig. 12, 13, 14, Taf. XX), während diese Ablenkung sogleich gut sichtbar wird, wenn auch nur eine kleine Ausstülpung der Wand nachweisbar ist (Fig. 4, Taf. XXI)“. In Bezug auf den Contact zwischen den jugendlichen Organen behauptet Schwendener (883, p. 32), dass derselbe „unzweifelhaft besteht“, ohne jedoch neue Belege zu bringen, während die fortgesetzte Discussion sich hauptsächlich mit *Crouania annulata* beschäftigt. Für diese Alge giebt Schwendener zwar zu (885, p. 14), „dass die Anlegung der in Rede stehenden seitlichen Organe durch Contactverhältnisse nicht beeinflusst wird“, behauptet aber gleichzeitig, dass eine regelmässige und durchgehende Spiralstellung hier gar nicht vorkommt, sondern höchstens zonenweise und stets nur für eine beschränkte Anzahl von Gliedern verwirklicht ist. Er schliesst daher in folgender Weise: „Bis auf weiteres bleibt somit die Ansicht berechtigt, dass vielgliedrige Spiralsysteme mit regelmässigen Stellungen, deren Zustandekommen ohne Contactwirkung sichergestellt wäre, im Pflanzenreiche nicht bekannt sind.“

Bei der Abfassung dieser Erklärung hat Schwendener aber keine Rücksicht genommen auf einen im vorhergehenden Jahre erschienenen Aufsatz (884), worin ich, gestützt auf Untersuchungen über *Polysiphonia violacea*, behauptete, dass die Spiralstellung hier nicht in der von Schwendener angegebenen Weise erklärt werden kann. Ich wies zuerst darauf hin, dass die jungen Blätter bei dieser Art so kurz sind, dass sie nicht bis auf die jüngsten Segmente, wo die Blätter angelegt werden, hinaufreichen, und dass sie sich nicht der Stammspitze anlegen, sondern von Anfang an von derselben abstehen. Ferner machte ich darauf aufmerksam, dass die Spiralstellung sogleich mit der vollen Regelmässigkeit auftritt, sowohl auf den jungen Achselsprossen als auf den Adventivsprossen, obgleich dieselben mit keinen anderen Organen in Contact

sind. Auch mit Rücksicht auf die Neigung der Segmentwände musste ich mich gegen Schwendener aussprechen, indem ich fand, dass die Neigung ursprünglich vorhanden war: wenn sie durch eine nachträgliche einseitige Aufhebung hervorgerufen wäre, müsste das sich durch eine Richtungsänderung der Scheitelzelle bemerkbar machen, welche nicht zu beobachten ist, während andererseits die Seiten der Scheitelzelle über einer solchen geneigten Querwand ungleich lang sind, was nicht mit der Annahme einer nachträglichen Aufhebung vereinbar wäre. Indem ich somit die Schwendener'sche Erklärung der Spiralstellung der Polysiphonien nicht annehmen konnte, machte ich endlich darauf aufmerksam, dass dieselbe auch keine Erklärung von der bekannten Thatsache giebt, dass die Spirale immer linksläufig ist.

Weil mein erster Aufsatz von Schwendener's Seite keine Berücksichtigung gefunden hatte, kam ich (888) wieder auf dasselbe Thema zurück, nachdem ich meine früheren Resultate bestätigt gefunden hatte durch Untersuchungen von mehreren anderen *Polysiphonia*-Arten, bei welchen regelmässige Spiralstellung zu Stande kommt ohne Mitwirkung von Contact zwischen den jungen Blättern und der Stammspitze. Ich hatte dabei auch die Theilung der Scheitelzelle näher studirt und dadurch gefunden, dass der Ort, wo ein neues Blatt entstehen wird, schon während der Theilung des Kernes der Scheitelzelle bestimmt sein muss, denn der unterste Tochterkern liegt nicht in der Längsachse der Zelle, sondern an der Seite, wo das künftige Blatt entstehen wird in dem noch nicht abgeschnittenen Segmente. Weiter fand ich, dass die Segmentwand angelegt wird als eine Ringleiste, die jedoch nicht gleichzeitig in der ganzen Peripherie der Zelle entsteht, sondern zuerst an der dem unteren Kerne entgegengesetzten Seite erscheint, und es lässt sich dann mit Sicherheit constatiren, dass die Wand schon zur Zeit ihrer Entstehung geneigt ist und dass sie die angegebene Orientirung hat.

Erst neulich sind meine Darlegungen bekämpft worden von H. Seckt (901), einem Schüler von Schwendener, dessen Contacttheorie er zu vertheidigen sucht. Da dieser Verfasser die Richtigkeit meiner Angaben in keinem Punkt zu erschüttern vermag, könnte ich seinen Aufsatz unbeantwortet bleiben lassen, um so mehr als Falkenberg gleichzeitig in seiner schönen Monographie der Rhodomeleen (901) neue Beweise gegen die Schwendener'sche Erklärung gegeben hat. Wenn ich dennoch

die Arbeit von Seckt im folgenden näher besprechen werde, so geschieht es theils, weil derjenige Leser, welcher meine Arbeiten nicht kennt, durch Seckt's Darstellung eine unrichtige Vorstellung von dem, was ich gesagt habe, bekommt, theils weil Schwendener neulich die Meinung ausgesprochen hat (901, p. 560), dass die genannte Arbeit neue gewichtige Belege für die Richtigkeit seiner Auffassung enthalte.

Indem ich im folgenden die Seckt'sche Schrift als Ausgangspunkt nehme, werde ich, indem ich die Richtigkeit meiner früheren Darstellungen aufrecht halte, einige neue Beobachtungen heranziehen und gleichzeitig die von Falkenberg mitgetheilten neuen Thatsachen berücksichtigen.

Falkenberg giebt in dem genannten Werke eine kurze allgemeine Darstellung der Spiralstellung der Rhodomeleen, welche ganz mit der meinigen übereinstimmt, er geht aber nur wenig auf die einzelnen Objecte ein, auf welche er sich stützt, doch enthalten die Tafeln viele Belege für seine Darstellung, und es werden auch im Texte einige Beispiele angeführt, welche als besonders auffällige Beweise gegen die Schwendener'sche Erklärung dienen können.

Ich werde mich besonders mit dem letzten Theil der Seckt-schen Arbeit beschäftigen, da derselbe gegen mich gerichtet ist und die wichtigsten Fragen behandelt, während in dem ersten Theil verschiedene Abweichungen von der gewöhnlichen regelmässigen Spiralstellung besprochen werden.

Richtung der Blattspirale. In 1884 hatte ich angegeben, dass ich, ebenso wie frühere Forscher, bei verschiedenen *Polysiphonia*-Arten immer linksläufige Spirale gefunden hatte; nur in einem einzigen Falle hatte ich bei *P. violacea* eine rechtsläufige Spirale gefunden. Hierzu bemerkt Seckt (p. 18): „Dies kann ich nach meinen Untersuchungen nicht bestätigen; denn wenn auch zugegeben werden muss, dass die bei weitem meisten Fälle eine Linksspirale aufweisen, so ist doch das Vorkommen der entgegengesetzten Richtung keineswegs so selten, wie Rosenvinge es hinstellt. Ich führte ja schon an, dass es bei *Rhodomela* an meinem Material die Regel war.“ Er übersieht aber, dass ich selbst ausdrücklich angegeben habe, dass ich bei *Rhodomela subfusca* regelmässige Antidromie der Spirale der aufeinander folgenden Sprossgenerationen fand (884 p. 33, Résumé franç. p. 5). Bei *Polysiphonia* dagegen

kommt die Linksläufigkeit der Blattspirale so durchgehend vor, dass man lange Zeit suchen muss, um eine Ausnahme zu finden. Diese Behauptung stütze ich auf eine grosse Anzahl von Beobachtungen, welche ich im Laufe von vielen Jahren an verschiedenen Arten angestellt habe; da ich aber nicht alle die beobachteten Fälle notirt habe, kann ich bestimmte Zahlen nicht angeben. In einem Falle habe ich doch eine genaue Zählung vorgenommen.

Anfangs August 1901 säte ich Tetrasporen von *Polysiphonia Brodiaei* auf ein am Boden eines mit Meerwasser gefüllten Glasgefässes liegendes Deckglas aus. Nach zwei Tagen war eine bedeutende Anzahl von Keimpflanzen gebildet, welche meistens schon 2, seltener 3 Blätter erzeugt hatten. Mit Hülfe eines beweglichen Objecttisches wurden sämmtliche auf dem Deckglase befestigten Keimpflanzen untersucht. Bei 165 konnte die Blattstellung beobachtet werden, während die übrigen entweder weniger als 2 Blätter trugen oder so lagen, dass die Blattstellung nicht bestimmt werden konnte, auch kamen einige Missbildungen vor. Von den 165 Pflänzchen hatten 160 die Blätter in eine linksläufige Spirale angeordnet, indem das zweite Blatt an der rechten Seite des ersten sass, anscheinend um die gewöhnliche Divergenz von demselben entfernt (vergl. unten), ebenso wie das eventuell vorhandene dritte Blatt sich in derselben Weise dem zweiten anschloss (Fig. 1—2, Taf. VI). Nur in 5 Pflanzen, von denen eine jedoch zweifelhaft war, war die Blattspirale rechtsläufig.

Es kann also als sicher angesehen werden, dass jedenfalls bei mehreren *Polysiphonia*-Arten die Blattspirale mit seltenen Ausnahmen immer linksläufig ist, und Seckt giebt selbst das Vorherrschen der Linksläufigkeit zu. Es hat dann wenig Interesse, ob die Ausnahmen einige Procent mehr oder weniger ausmachen. Es ist einleuchtend, dass dieses Phänomen eine Erklärung verlangen muss von einer mechanischen Blattstellungstheorie, und es ist insofern gleichgültig, ob man es mit Seckt (p. 19) „eher zu den Gestaltungs-, als zu den Stellungsfragen“ rechnen will. Wenn dieser Verfasser hinweist auf die Nothwendigkeit der „Berücksichtigung sämmtlicher auf das Leben der Algen an Ort und Stelle bezüglicher Factoren, der Standortsverhältnisse, der Einwirkung der Beleuchtung, der Schwerkraft . . “, um die Ursache der Linksläufigkeit der Blattspirale zu erforschen, so kann das sehr richtig sein, ich muss doch speciell für die eben genannte Art, *P. Brodiaei*, darauf hinweisen, dass dieselbe an solchen Standorten wächst, wo das Wasser in

stetiger Bewegung ist, so dass wenigstens die Richtung des Lichtes und der Schwerkraft kaum irgend einen Einfluss auf das genannte Phänomen haben kann.

Vorkommen des Contactes. Es ist einleuchtend, dass die Schwendener'sche Theorie steht und fällt mit der Beantwortung der Frage, ob es wirklich Contact zwischen den jungen Blättern und der Stammspitze giebt. Es ist daher auffallend, dass Schwendener diesen Punkt fast gar nicht berührt hat seit seiner ersten Mittheilung. In 1883 bemerkt er nur „dass der von Berthold in Abrede gestellte Contact zwischen den jungen Anlagen unzweifelhaft besteht, jedoch an armblätterigen Stammspitzen .. anscheinend etwas früher als sonst wieder aufgehoben wird" (883, p. 772). In 885 wird nur *Crouania annulata* behandelt, bei welcher, wie oben genannt, kein Contact vorhanden ist.

Auch Seckt geht, auffallender Weise, so zu sagen gar nicht auf die Frage nach der Existenz des Contactes ein; dieselbe wird eigentlich nur berührt, wo er meine Arbeiten bespricht. Das geschieht aber in einer solchen Weise, dass er den Sinn meiner Worte gänzlich entstellt, was ich hier nachweisen werde. Nachdem er S. 22 meine Behauptung, dass bei *Polysiphonia violacea* kein Contact zwischen den jungen Blättern und der Stammspitze vorkommt, referirt hat, fährt er weiter fort: „Um so auffallender ist es, wenn er in derselben Arbeit [888] gleich im nächsten Satze das Vorhandensein eines solchen Contactes doch zugiebt, allerdings mit der Einschränkung, dass die Blätter in diesem Falle, wo sie, ich wiederhole es, sich an den Stamm anlegen (s'appliquer), wo also doch ein Contact vorhanden ist, dass sie dann bis zu den jüngeren Partien, an denen noch keine Blätter entstanden sind, nicht hinaufreichen." Ich habe aber gar nicht das Vorhandensein des Contactes angenommen, ich habe nur darauf hingewiesen, dass die jungen Blätter so kurz sind, dass sie nicht bis auf die Region, wo die Blätter angelegt werden, hinaufreichen würden, wenn sie sich dem Stengel anlegen würden. („Et dans le cas où elles s'appliqueraient sur celle-ci [la tige], elles n'atteindraient pas les jeunes parties qui n'ont pas encore produit de feuilles" 888 p. 2). Weiter schreibt Seckt: „Aber auch diese Bemerkung schränkt Rosenvinge noch ein; denn er giebt zu: dass auch ein solches Hinaufreichen vorkommen könnte; von einem „darüber hinausragen" oder „höher hinaufreichen" (dépasser) könne jedoch niemals die

Rede sein.“ Dies muss sich auf den folgenden Satze bei mir beziehen: „L'extrémité des feuilles plus agées n'atteignent pas, du moins, ne dépassent pas la feuille la plus jeune.“ Wie man sieht, enthält dieser Satz keineswegs eine Einschränkung des vorhergehenden, sondern im Gegentheil eine nähere Präzisirung desselben. Nach dieser Darstellung meiner Argumente bezeichnet der Verfasser meinen Schluss, dass die Spiralstellung nicht auf die Wirkung eines Contactes zurückgeführt werden kann, ohne jede Argumentation „auf Grund der Schwendener'schen Forschungen und meiner eigenen Untersuchungen als durchaus unzutreffend“. Und er fügt hinzu: „Die Blätter müssen[1]) thatsächlieh erst eine gewisse Länge erreicht haben, ehe sie sich vom Stamme abheben, so dass dieser Einwurf gegen die Annahme einer Contactwirkung als hinfällig erscheint“ (p. 23).

Dieser Satz ist mir durchaus unverständlich. Es ist gar nicht einzusehen, warum die jungen Blätter sich nothwendiger Weise dem Stamme anlegen müssen, warum sie nicht ebenso gut von Anfang an abstehend sein können. Seckt hat gar keinen Beweis für die Richtigkeit seiner Behauptung angeführt, ja seine Figuren sprechen direct gegen dieselbe. Nur Blatt 3 in Fig. 5, Taf. II, also ein verhältnissmässig älteres Blatt, scheint in Contact mit der Stammspitze zu sein, was jedoch nur unter der Voraussetzung richtig ist, dass das Blatt genau in Profil gesehen wird, was nicht mit Sicherheit aus der Figur zu ersehen ist[2]). Sonst sieht man aus den Figuren ganz deutlich, dass sämmtliche Blätter, sowohl die jüngsten als die älteren, dem Stamme nicht angeschmiegt sind, sondern mehr oder minder weit von demselben abstehen. Seckt's Figuren können somit als Beweise gegen die von ihm verfochtene Theorie dienen.

Da also seit Schwendener's erster Mittheilung nichts Neues zur Stütze der von anderer Seite angegriffenen Annahme des Vorhandenseins eines Contactes zwischen den jungen Organen angeführt worden ist, hat man somit in dieser Frage nur die genannte Publication zu berücksichtigen. Nun habe ich im allgemeinen keinen Grund, die Richtigkeit der von Schwendener mitgetheilten einzelnen Beobachtungen und Abbildungen zu be-

1) Von mir hervorgehoben.

2) Auch Blatt 2 in Fig. III scheint den Stamm mit der Spitze in einem Punkt zu berühren.



zweifeln, gebe also gern zu, dass bei einigen *Polysiphonia*-Arten ein Contact zwischen dem Stamm und den jüngsten Blättern vorhanden sein kann, wie ihn Schwendener abbildet. Wenn man aber seine Figuren näher ansieht, wird man zu seiner Ueberraschung finden, dass die eine von S. abgebildete Stammspitze von *P. sertularioides* (880, Fig. 4, A—D) diesen Contact gar nicht zeigt, und da dieselbe von drei Seiten und zugleich von oben gesehen abgebildet ist, kann man sich mit Sicherheit davon überzeugen, dass alle Blätter, von dem jüngsten bis zum ältesten, vom Stamme abstehen. Wollte man auch mit Schwendener annehmen, dass die älteren von den gezeichneten Blättern früher dem Stamme angeschmiegt gewesen seien, so kann eine solche Annahme nicht für die jüngsten Blätter gemacht werden, und die Figuren sind somit entschieden im Streit mit Schwendener's Theorie. Da die Figuren ohne Zweifel richtig sind, muss man schliessen, dass der Contact bei dieser Art vorhanden sein oder fehlen kann. Hiermit stimmt auch, dass die sorgfältig ausgeführten Figuren von Kny (873, Fig. 1—4, Taf. II) von einem solchen Contacte nichts zeigen.

Die zweite Art, welche Schwendener als Stütze für seine Theorie abbildet, nämlich *Polysiphonia Brodiaei*, ist anscheinend in dieser Beziehung ein besseres Object. Das Vorhandensein des Contactes wird jedenfalls mit aller Deutlichkeit gezeigt (l. c. Fig. 7 A, B); doch hat Blatt 6 sich noch nicht dem Stamme angeschmiegt, nnd dasselbe scheint mit Blatt 5 der Fall zu sein, was doch nicht aus den Figuren zu ersehen ist. Im Falle, dass auch Blatt 5 noch nicht in Contact mit der Stammspitze getreten ist, wäre also die ganze eine Seite der Stammspitze ohne Contact mit anderen Organen. Uebrigens ist auch bei dieser Art der Contact nicht immer vorhanden, denn bei den oben besprochenen Keimpflanzen waren die vorhandenen 2 oder 3 Blätter deutlich schräg vom Stamme ab stehend und trotzdem in linksgehende Spirale geordnet (Fig. 1—2, Taf. VI).

Die anderen Arten, welche Schwendener als Stützen für seine Contacttheorie anführt, nämlich *Polysiphonia variegata* und, allerdings mit einiger Zurückhaltung zwei *Chondriopsis*-Arten, werden nicht durch Figuren erläutert. Es ist aber auch für diese Arten äusserst zweifelhaft, ob der Contact wirklich immer vorhanden ist. In Kny's Figuren von *Chondriopsis tenuissima* (873, Fig. 1—9, Taf. I), ist nichts davon zu sehen, und Berthold's Fig. 9 (882

Taf. XX) von *Pol. variegata* lässt sich schwerlich mit der Contacttheorie vereinigen[1]).

Es ist also bei keiner einzigen Art das regelmässige Vorhandensein des Contactes nachgewiesen worden. Anderseits giebt es eine ganze Anzahl von Rhodomeleen, bei welchen der Contact überhaupt oder wenigsten normal fehlt. Zur Constatirung dieser Thatsache hat Falkenberg (901 p. 41) neuerdings Schnittserien durch Scheitel, die in Paraffin eingebettet waren, angewendet; er fand dadurch, dass „in zahlreichen Fällen, wo die Stellung der Seitenglieder äussert regelmässig ist, von einem Contact der Seitenglieder mit dem Scheitel gar nicht die Rede“ ist. Der Verfasser nennt jedoch nicht, welche Objecte er bei diesen Untersuchungen benutzt hat.

Von den von mir untersuchten Arten werde ich zuerst *Polysiphonia violacea* erwähnen. Wie ich schon früher nachgewiesen habe, entwickeln sich die Blätter hier anfangs so langsam, dass sie gar nicht bis zu der Region, wo die Blätter angelegt werden, hinaufreichen, und sie schmiegen sich niemals der Stammspitze an[2]). Da diese Behauptungen von Seckt gar nicht widerlegt worden sind, kann ich mich damit begnügen, auf meine frühere Darstellung hinzuweisen, indem ich hinzufüge, dass ich dieselbe durch spätere Untersuchungen völlig bestätigt gefunden habe. Seckt bemerkt allerdings (p. 24) von meinen Figg. 34 und 35, dass durch sie gar nichts bewiesen werden kann, da aus ihnen ja nicht hervorgeht, ob nicht auf der dem Beschauer abgekehrten Seite bereits eine Anlage ausgebildet ist. Eine Drehung um 180° ist daher zur Beantwortung der Frage unbedingt erforderlich“. Hierzu ist erst zu erwidern, dass es im allgemeinen nicht nothwendig ist, das Object zu drehen, um die auf der abwärts gekehrten Seite vorhandenen Organe zu sehen; bei tiefer Einstellung des Mikroskopes kann man sie fast immer ganz gut sehen, also auch bestimmen, wie hoch sie

---

1) Es wird von Schwendener noch *Spyridia filamentosa* erwähnt und abgebildet. Für diese Alge wird aber angenommen, „dass das Zustandekommen der Spirale den nämlichen Anschlussregeln unterworfen ist, wie bei den höheren Gewächsen“. Sie ist also im Bereich einer anderen Contacttheorie, welche hier nicht besprochen werden soll.

2) Es muss hervorgehoben werden, dass das oben Gesagte sich besonders auf die typische Form der Art bezieht, während bei den Formen, welche der *P. fibrillosa* nahe stehen, die Blätter etwas schneller heranwachsen können.

hinaufragen. Was nun die citirte Fig. 34 anbelangt[1]), so hat das nächstoberste Glied unzweifelhaft an der herabgekehrten Seite eine Ausstülpung gehabt, ungefähr wie das entsprechende Glied in Fig. 33 oder 36, und dasselbe ist in Fig. 35 der Fall, wo jedoch die Ausstülpung wahrscheinlich etwas kleiner gewesen ist. Hierdurch wird aber die Beweiskraft dieser Figuren nicht im geringsten herabgesetzt, denn wenn auch diese in der Figur unsichtbare Anlage das oberste Segment verhindert hat, auf derselben Seite ein Organ zu bilden — nicht weil sie sich dem Segment angeschmiegt hat, sondern weil ihre Insertion über dasselbe übergreift — so sind die übrigen Seiten dieses Segmentes vollständig frei und sind es immer gewesen; und dennoch wird das kommende Blatt, wie die Richtung der letzten Segmentwand zeigt, sich in die Blattspirale mit der gewöhnlichen Divergenz einordnen, unbekümmert um den fehlenden Contact.

Als zweites Beispiel möchte ich *Polysiphonia urceolata* erwähnen. Diese Art hat 4 Pericentralzellen und die Seitenorgane in linksgehender Spirale mit etwa $^{2}/_{7}$ Divergenz angeordnet (K. R. 884, p. 24, Fig. 32). Die Seitenäste treten an Stelle einzelner Blätter in der Spirale auf, oft in grosser Menge, ja sie können sogar alleinherrschend sein, so dass die Pflanze ganz blattlos erscheint[2]); die Spirale wird aber von der Art der Seitenorgane nicht beeinflusst, ebenso wie bei *P. elongata.* Die Seitenorgane werden nicht von jedem Gliede erzeugt, werden aber von einander getrennt durch „sterile“ Glieder, deren Anzahl verschieden ist, oft 2—3, nicht selten mehr, besonders wo Seitenzweige gebildet werden. Auch diese Anzahl hat keinen Einfluss auf die Regelmässigkeit der Blattspirale. Zu meinen Untersuchungen habe ich im Frühling eingesammelte Pflanzen benutzt, welche in lebhafter Entwickelung waren und zahlreiche Blätter trugen. Die jungen Seitenorgane erreichen schnell eine solche Länge, dass sie bis zur Scheitelzelle hinaufreichen, dieselbe sogar überragen, und es wäre also insofern denkbar, dass sie die von Schwendener angenommene Wirkung aus-

1) In dieser Figur habe ich leider versäumt, das auf dem viert-obersten Glied auf der nach oben gekehrten Seite sitzende Blatt zu zeichnen. Seine Länge wird zwischen denen der beiden gezeichneten Blätter gewesen sein.

2) Falkenberg (901. p. 150 ff.) rechnet diese Art zu denen, welchen Blätter durchaus fehlen. Im blattlosen Zustande habe ich diese Art an der dänischen Küste im Herbst und Winter gefunden, sonst ist sie mit wohlausgebildeten, wenn auch spärlich verzweigten Blättern versehen.

üben könnten, wenn sie sich der Stammspitze anlegen würden. Eine sorgfältige Untersuchung von einer grossen Anzahl von Sprossscheiteln hat mich indessen davon überzeugt, dass sie dies nicht thun. Als Beispiele habe ich zwei Sprossspitzen von verschiedenen Seiten gesehen in Fig. 3 und 4, Taf. VI abgebildet. In Fig. 3 zeigen sich die Blätter deutlich vom Stamme abstehend, und wollte man auch annehmen, dass Blatt 3 neulich in Contact mit der Stammspitze gewesen wäre, so würde das nicht genügen, um zu erklären, warum das folgende Blatt (4) gerade mit der gewöhnlichen Divergenz zur rechten Seite desselben kommt; nach der Schwendener'schen Theorie hätte es ebenso gut zur linken Seite oder an der gegenüberliegenden Seite kommen können, weil hier kein äusseres mechanisches Hinderniss für die Blattbildung gewesen sein kann. Auch in Fig. 4 ist deutlich zu sehen, dass keines von den Blättern in Contact mit der Stammspitze ist, und es ist auch hier einleuchtend, dass die Annahme eines neulich aufgehobenen Contactes zwischen Blatt 3 und der Stammspitze nicht erklären könnte, warum Blatt 5 eben an der Stelle entsteht, wo man es in Folge der Fortsetzung der Blattspirale erwarten sollte. Uebrigens ist eine solche Annahme höchst unwahrscheinlich, da sich Blatt 4 so deutlich vom Stamme abgehoben zeigt. Ueberhaupt sind besonders die noch einzelligen Blattanlagen oft in sehr auffallender Weise vom Stamme abstehend (Fig. 5), während die etwas älteren, 2—3zelligen Blätter sich gewöhnlich etwas mehr aufrichten und dabei der Stammspitze mehr nähern; doch habe ich sie niemals in Berührung mit derselben gesehen.

Es sollen weitere Beispiele nicht ausführlich besprochen werden; ich werde nur noch einige Arten nennen, bei welchen der fragliche Contact auch nicht existirt. Als ein vorzügliches Object kann zuerst *Brongniartella byssoides (Polysiphonia byssoides* Grev.) angeführt werden; das Fehlen des Contactes ist deutlich auf Falkenberg's Fig. 8, Taf. XIX zu sehen. Auch bei *Pol. elongata* ist es oft sehr leicht, sich davon zu überzeugen, dass die jungen Blätter von der Stammspitze abstehen (vergl. Falkenberg Fig. 6, Taf. XXI), und dieselben sind, jedenfalls bei vielen Exemplaren, so kurz, dass sie nicht bis zur Region der Blattbildung hinaufreichen. Die auffallendsten Fälle sind jedoch die von Falkenberg erwähnten Rhodomeleen, bei welchen die Seitenglieder gleichzeitig mit den Segmenten angelegt werden, was sich durch die Neigung der Segmentwände zu erkennen giebt, während sie für einige Zeit ganz

unentwickelt bleiben oder kaum als schwächste Protuberanzen wahrnehmbar sind, und dennoch zeigen sie in ihrer Stellung völlige Regelmässigkeit. Als Beispiel wird besonders *Tolypiocladia glomerulata* erwähnt (901, p. 41, Taf. XXI), ähnlich verhalten sich die *Lophurella*-Arten (l. c. p. 153 ff., Taf. XIX). Bei *Endosiphonia clavigera* fand Falkenberg sogar, dass die in regelmässiger Spirale gestellten Seitenglieder sich endogen entwickeln (l. c. p. 41, 56, Taf. XIII). Bessere Beweise gegen die Contacttheorie können wohl nicht verlangt werden.

Es soll noch kurz auf die von mir schon früher hervorgehobene Thatsache hingewiesen werden, dass bei *Polysiphonia* die Blätter von Anfang an ebenso regelmässig gestellt sind wie später, sowohl an den Achselsprossen als an anderen exogenen oder endogenen Seitensprossen, sowie an Keimpflanzen, obgleich Contact mit anderen Organen hier völlig ausgeschlossen ist. Diese Thatsache ist für die Seitensprosse bei allen Arten sehr leicht zu constatiren, und lässt sich somit für diejenigen Arten, bei welchen Contact zwischen den jungen Blättern und der Stammspitze vorkommen kann, als Beweis gegen die Schwendener'sche Erklärung anwenden. Was die Keimpflanzen betrifft, werde ich bloss nochmals auf die früher erwähnten Keimpflanzen von *Polysiphonia Brodiaei* hinweisen, bei welchen die vorhandenen 2 oder 3 Blätter in linksläufige Spirale angeordnet waren. Ob die Divergenz überall genau dieselbe war wie an den erwachsenen Pflanzen ($^1/_6$—$^1/_7$), kann ich nicht mit Sicherheit sagen, da einige von den Pflanzen so orientirt waren, dass die Divergenz sich nicht genau bestimmen liess. In den meisten Fällen hatte sie jedoch sicher diese Grösse, und es konnte wenigstens überall constatirt werden, dass sie kleiner als $^1/_4$ war; nur in ganz vereinzelten Fällen war sie grösser, in zwei sogar beinahe $^1/_2$.

Die Richtigkeit dieser von mir hervorgehobenen Thatsachen kann Seckt nicht bestreiten, da er sie aber auch nicht erklären oder in Uebereinstimmung mit der Schwendener'schen Erklärung bringen kann, beschränkt er sich die Sache mit folgender Bemerkung abzufertigen: „Falsch wäre es, wollte man daraus, dass sich vor der Hand für die ersten Blattanlagen an der jugendlichen Pflanze noch keine mechanische Begründung erbringen lässt, auf das Verhalten im allgemeinen bei der Anlage neuer Seitenorgane einen Schluss ziehen“ (l. c. p. 19). Hierauf werde ich nur folgendes erwiedern: Wenn es feststeht, dass die Spiralstellung in ihrer vollen Regelmässigkeit zustande kommt nicht nur auf jeder neuen Pflanze,

sondern auch auf jedem neuen Spross ohne Mitwirkung des Contactes, sondern in Folge einer inneren, noch unbekannten Ursache, dann liegt es am nächsten anzunehmen, dass dieselbe Anordnung auch weiterhin auf denselben Sprossen von derselben Ursache bedingt ist; es müssen wenigstens besonders überzeugende Gründe verlangt werden, um anzunehmen, dass dieselbe Wirkung später von einer ganz anderen Ursache hervorgerufen werden soll. Inwiefern solche Gründe vorliegen, wird hoffentlich aus dem oben Dargestellten hervorgehen.

Neigung der Segmentwände. Die Frage, ob die Neigung der Segmentwände ursprünglich vorhanden ist oder nachträglich durch die Entwickelung der Blattanlagen bedingt wird, wird von Seckt ebenso kurz wie die vorhergehende behandelt. Er findet es nicht nöthig, diese Sache zu berühren, da er die von mir verfochtene Auffassung „durch die Erwiderung Schwendener's auf Berthold's Einwürfe für vollkommen widerlegt erachte“ (p. 23). Er übersieht indessen, dass Schwendener keine Rücksicht genommen hat auf den von Berthold hervorgehobenen Umstand, dass die Aufrichtung der Wand sich zeigt, bevor sich am Scheitel irgend welche Ablenkung bemerkbar macht, und auch nicht auf die von mir constatirte ungleiche Länge der Seiten der Scheitelzelle überall, wo die letzte Segmentwand geneigt ist. Das merkwürdigste ist aber, dass Seckt gar nicht erwähnt, dass ich im Jahre 1888 nachgewiesen habe, dass die Segmentwände bei *Polysiphonia violacea* vom allerersten Anfang an geneigt sind, nämlich von dem Momente ab, wo sie eben als ganz schmale Ringleiste an der einen Seite der Zelle angelegt worden sind, und dass der höchste Punkt der Wand sich von Anfang an dort befindet, wo das nächste Blatt angelegt werden wird. Da dies Resultat, wenn es richtig ist, für die Frage nach der ursprünglichen Orientirung der Segmentwände entscheidend ist, wäre es sehr wünschenswerth gewesen, wenn Seckt es einer genauen Prüfung unterworfen hätte. Das hat er aber nicht gethan; er begnügt sich mit der Bemerkung, dass meine Untersuchungen „als unvollständig anzusehen sind“, weil ich „anscheinend die Präparate niemals unter dem Mikroskop gedreht“ habe (p. 23). Hierzu ist zu erwidern, dass es für die Constatirung der ursprünglichen Orientirung der Segmentwände an und für sich gar nicht nothwendig ist, das Object unter dem Mikroskop zu drehen. Wenn man zur Untersuchung Arten mit etwa $^1/_4$-Divergenz der Blätter

benutzt, welche auf jedem Glied ein Blatt erzeugen, wie z. B. *Pol. violacea*, und wenn dann in allen Fällen, wo das dritt-oberste Glied eine Blattanlage in Profilstellung trägt, die oberste Querwand derart geneigt ist, dass ihr höchster Punkt sich an der entgegengesetzten Seite befindet, wie in meinen Fig. 34, 35, 38 (884) und Fig. 1—4 (888), dann kann man sicher sein, dass die Wand ursprünglich geneigt gewesen ist, selbstverständlich wenn man eine genügend grosse Anzahl von Fällen untersucht hat. Wäre die Wand ursprünglich horizontal, müsste man das doch ab und zu beobachten könnnen, man findet aber unter den angegebenen Verhältnissen die oberste Wand immer in derselben Weise geneigt. Uebrigens kann man auch bei anderer Orientirung der Segmentwände bei wechselnder Einstellung des Mikroskops die Neigung derselben constatiren. Ich bemerke nur noch, dass ich das oben mitgetheilte Resultat durch neue Untersuchungen derselben Art vollkommen bestätigt gefunden habe.

Die mit der Neigung der Segmentwände in Verbindung stehende Frage nach der Orientirung der Kerne in der sich theilenden Scheitelzelle hat Seckt auch nicht untersucht; nichts desto weniger hält er es für „äusserst zweifelhaft, ob denn die von Rosenvinge erwähnte Schiefstellung des Zellkerns, die ja wohl vorkommen kann, aus der sich aber doch noch nichts folgern lässt, ob sie auch wirklich der Lage des neu entstehenden Blattes genau entspricht. Nach den Veröffentlichungen von Rosenvinge handelt es sich bei der Schiefstellung des Zellkernes nur um ein Abweichen nach links oder rechts (im optischen Bilde) von der Längsachse der Scheitelzelle, nicht aber nach vorn oder hinten". Hierzu ist erstens zu bemerken, dass ich zur bildlichen Darstellung selbstverständlich vorzugsweise solche Fälle gewählt habe, wo der untere Kern im optischen Bilde seitlich abweicht, weil dann die Abweichung am deutlichsten hervortritt. Demnächst ist aus Fig. 2 und 3 (888) deutlich zu sehen, dass der Zellkern gerade an der Seite des Stammes gelegen ist, wo das künftige Blatt erwartet werden kann, wenn man sich erinnert, dass die Divergenz etwa $^2/_7$ oder nur ein wenig grösser als $^1/_4$ ist. Wenn der untere Kern in Fig. 4 anscheinend so wenig von der Mediane abweicht, so kommt es daher, dass er in einem höheren Niveau gelegen hat, was damit zusammenhängt, dass das Blatt nicht genau nach links, sondern etwas nach vorn erscheinen würde, was leicht aus der Stellung der vorhergehenden Blätter zu ersehen ist. Ich muss also auch be-

züglich der Orientirung der Zellkerne meine früheren Angaben völlig aufrecht halten.

Falkenberg (901, p. 41) behandelt die Fragen nach der Neigung der Segmentwände und der Orientirung der Zellkerne in Uebereinstimmung mit und unter Hinweisung auf meine Darstellung, indem er hinzufügt, was ich nicht ausdrücklich gesagt hatte, dass die neue Querwand die Verbindungslinie beider Kerne senkrecht schneidet. Dass er sich dabei auch auf eigene Untersuchungen stützt, ist z. B. aus seiner Fig. 1, Taf. I von *Polysiphonia sertularioides* und Fig. 7, Taf. XXI von *Pol. elongata* zu ersehen, wo die Scheitelzelle zwei Kerne enthält, von denen der unterste an der Seite liegt, wo das nächste Blatt erwartet werden kann.

Weitere Bestätigung habe ich neulich durch Untersuchungen an *Polysiphonia urceolata* bekommen. Die „sterilen" Glieder werden hier durch horizontale Wände von der Scheitelzelle abgeschnitten, sind daher niedrig und scheibenförmig, doch sind sie gewöhnlich wegen der Krümmung des Stengels ein wenig höher auf der einen Seite als auf der anderen (Fig. 3, 5, Taf. VI). Dies ist besonders deutlich zu beobachten an den Seitensprossen, welche noch keine Blätter gebildet haben (Fig. 6—8, Taf. VI), wo auch die Wandbildung leichter zu verfolgen ist. Schon bevor die Querwand angelegt worden ist, sieht man den unteren Tochterkern der Scheitelzelle eine excentrische Lage einnehmen, indem er immer an der Rückenseite des Sprosses sich befindet. Nachher wird die Wand als eine schmale Leiste an der entgegengesetzten Seite der Zelle angelegt. In Fig. 6 sieht man an der rechten Seite diese Leiste im optischen Durchschnitt, an der linken Seite sieht man den Kern, während die Leiste noch nicht bis hierher fortgeschritten ist. Ein ähnliches Stadium ist in Fig. 7, Taf. VI dargestellt; es ist durch eine feine Linie gezeigt, wie sich die Wandleiste bei hoher Einstellung in der Peripherie der Zelle gegen die Rückenseite hin verfolgen lässt. Bald wird die Leiste auch auf dieser Seite zu beobachten sein, sie wird dann allmählich breiter und schliesslich ist die Membran fertiggebildet. Dies scheint selten so langsam vor sich zu gehen, wie in dem in Fig. 9, Taf. VI abgebildeten Falle, wo die vorletzte Wand noch nicht fertiggebildet ist. Wie die Figuren zeigen, sind die Segmente schon, wenn die Wände noch unvollständig sind, an der Rückenseite ein wenig höher als an der Bauchseite. Auch die Scheitelzelle ist nicht genau gleichseitig, sondern ein wenig länger an der Rückenseite.

Der Segmentkern ist sogleich und auch nachher bedeutend kleiner als der Scheitelkern. Aehnlich sind unzweifelhaft die Vorgänge bei der Bildung der sterilen Segmente zwischen organbildenden an höher gelegenen Theilen der Sprosse. Die Krümmung des Sprosses ist hier gegen das letzt gebildete Seitenorgan gerichtet[1]); der Kern liegt aber nicht an der Rückenseite, sondern zur rechten Seite des letztgebildeten Blattes, also an derjenigen Seite des Sprosses, wo das nächste Blatt erscheinen wird. Diese Lage hat der Kern schon, ehe die Segmentwand angelegt worden ist; dies ist deutlich zu sehen in Fig. 10, Taf. VI, wo der untere sehr kleine Kern der Scheitelzelle an der unteren Ecke der Zelle dicht neben dem rechten Rand des im vorhergehenden Segmente angelegten Blattes gelegen ist. Wenn mehrere sterile Glieder nacheinander gebildet werden, werden ihre Kerne also eine excentrisch gelegene Längsreihe bilden, welche sich bis zur nächsten Blattanlage fortsetzt. Das ist in der That oft deutlich zu beobachten (Fig. 3, Taf. VI); kleinere Abweichungen von der geraden Linie kommen doch ab und zu vor (Fig. 11, Taf. VI). Die Grösse der Kerne der vegetativen Glieder im Verhältniss zu der des Scheitelkerns ist etwas verschieden, immer ist sie aber viel kleiner, oft vielmals kleiner.

Wenn die Scheitelzelle sich zur Bildung eines blatt- oder sprosstragenden Segmentes anschickt, theilt sich der Zellkern in zwei fast gleich grosse Tochterkerne, von denen der untere, der Segmentkern, doch ein wenig kleiner als der Scheitelkern ist. Der Segmentkern nimmt eine ähnliche Lage ein wie in den sterilen Segmenten; er liegt an der unteren Ecke der Zelle und in einer horizontalen Entfernung von dem letztgebildeten Blatte, welche mit dem gewöhnlichen Divergenzwinkel der Blätter (etwa $^2/_7$) übereinstimmt (Fig. 12, Taf. VI). Ich habe mehrmals solche noch ungetheilte Zellen beobachtet, und habe dann immer constatiren können, dass der Segmentkern die angegebene Lage hatte. Auch habe ich zweimal die Segmentwand während ihrer Entstehung beobachtet. In Fig. 13, Taf. VI ist das letzte Blatt, *b*, schief nach rechts und hinten gerichtet, das nächste Blatt kann also an der schief nach links und nach hinten gerichteten Seite erwartet werden. In der Scheitelzelle war nun oben der Scheitelkern bei relativ hoher Einstellung sichtbar, während der Segmentkern erst bei tieferer Einstellung scharf hervortrat. Da letzterer auch nach links

1) Bisweilen auch gegen das vorletzte.

im Bilde von der Medianlinie abweicht, ist er eben an derjenigen Seite der Zelle gelagert gewesen, wo das Blatt erwartet werden konnte. An der rechten Seite der Scheitelzelle sieht man ferner die in Entstehung begriffene Querwand als schmale Leiste im optischen Durchschnitt, während die feine schräge Linie den Verlauf der Leiste an der nach unten gekehrten Aussenwand der Scheitelzelle zeigt. Es ist also unleugbar, dass die Querwand, obgleich sie nur als unvollständige schmale Ringleiste eben angelegt worden ist, deutlich geneigt ist, und an der Seite, wo das Blatt erwartet werden kann, viel höher gelegen ist als an der rechten Seite. Ein etwas späteres Stadium ist in Fig. 14 dargestellt. Die Theilung der Scheitelzelle ist weiter vorgeschritten, die Ringleiste ist allseitig und breiter geworden, die Querwand ist aber noch in der Mitte offen. Die Neigung der Querwand ist so bedeutend, dass das in Bildung begriffene Segment wenigstens dreimal so hoch an der rechten wie an der linken Seite ist. Der Segmentkern ist an der rechten Seite der Zelle liegend. Das letzte Blatt ist dem Beschauer zugekehrt, das nächste Blatt (oder Spross) muss somit an der rechten Seite erwartet werden, also eben an der Seite, wo der Segmentkern liegt, und wo der höchste Punkt der Segmentwand sich befindet. Aus der Figur ist ferner deutlich ersichtlich, dass das Volumen des sich bildenden blattbildenden Segmentes bedeutend grösser ist als das des letztgebildeten sterilen Segmentes[1]). Es ist auch noch hervorzuheben, dass noch keine Ausstülpung bemerkbar ist, was offenbar damit zusammenhängt, dass die Segmentwand unvollständig ist. In Fig. 3, 4, 8, Taf. VI ist die Segmentwand fertiggebildet, und die Segmentzelle hat sich schon mehr oder weniger für die Blattbildung hervorgestülpt. Es scheint, dass die Hervorwölbung der Segmentzelle sogleich nach Verschliessung der Querwand anfängt.

Ich habe schliesslich noch auf den in Fig. 15, Taf. VI dargestellten Scheitel von *Polys. elongata* hinzuweisen. Die Blätter stehen hier in linksläufiger Spirale mit etwa $^1/_4$-Divergenz; jedes Glied ist blatt- oder sprosstragend. Der Kern der Scheitelzelle hat sich eben getheilt, der Segmentkern liegt an der unteren, linken Ecke der Zelle, also gerade an der Seite, wo das Blatt entstehen wird in dem zu bildenden Segmente, wie aus den schon vorhandenen Blättern leicht ersichtlich ist (vergl. Falkenberg 901, Fig. 7,

1) Vergl. Berthold (882, p. 649).

Taf. XXI). Die Querwandbildung habe ich bei dieser Art nicht verfolgt.

Es ist also für mehrere *Polysiphonia*-Arten nachgewiesen worden 1., dass der Ort der Blattbildung schon vor der Bildung des Segmentes angezeigt ist, indem der Segmentkern sich an die Seite legt, wo das Blatt später angelegt werden wird, und 2., dass die Segmentwand von ihrer ersten Entstehung an, d. h. bevor sie noch fertig gebildet ist, derartig geneigt ist, dass ihr höchster Punkt sich an der Seite befindet, wo das Blatt entstehen wird.

Nachdem die Unhaltbarkeit der Schwendener'schen Erklärung für die Spiralstellung der Rhodomeleen, wie ich hoffe, endgültig dargelegt worden ist, und da diese Stellung durch keine andere von aussen her auf die Pflanze wirkenden Kräfte erklärt werden kann, müssen also die bedingenden Factoren im Innern der Pflanze gesucht werden. Ob diese Factoren näher analysirt und definirt werden können, lässt sich a priori nicht sagen; möglicherweise ist die Spiralstellung nicht erklärbarer als die meisten anderen morphologischen Erscheinungen, welche sich vorläufig einer mechanischen Erklärung gänzlich entziehen. Soll indessen eine Erklärung erzielt werden, müssen zuerst alle zur Spiralstellung in Beziehung stehenden Erscheinungen genau studirt werden.

Wenn man sagen würde, es wäre schwer verständlich, wie Spiralstellungen von so grosser mathematischer Genauigkeit, wie die mit den Divergenzbrüchen $^1/_4$, $^2/_7$ u. s. w. bezeichneten, von inneren im Protoplasma wirkenden Kräften bedingt werden können (vergl. Seckt p. 20), so ist dem gegenüber hervorzuheben, dass die Divergenz in Wirklichkeit keine absolute Genauigkeit besitzt. So habe ich schon früher (884, p. 27, Rés. p. 4) für *Polysiphonia violacea* angegeben, dass die Divergenz zwischen $^1/_4$ und $^2/_7$ variirt; oft ist sie genau $^2/_7$, seltener $^1/_4$, häufig zwischen beiden. Aehnliches fand ich bei *Rhodomela subfusca*. Dasselbe ist offenbar in den bei Falkenberg (901) oft vorkommenden Angaben von „etwa $^1/_4$ Divergenz" und ähnlicher ausgedrückt. Die Divergenz variirt ein wenig, hält sich aber constant innerhalb gewisser engen Grenzen[1]).

---

1) Bei *Pol. variegata* und *sertularioides* sind die Variationen nach Berthold (882, p. 649 und 654) grösser, wenn die Zahl der zwischen den Blättern eingeschobenen sterilen Zellen grösseren Schwankungen unterworfen sind. Vergl. Schwendener 883,

Für die unmittelbare Betrachtung dürfte die Annahme wohl am nächstliegenden sein, die Stellung eines jeden neuen Blattes werde durch das nächst vorhergehende bestimmt, indem es in irgend einer Weise veranlasst wird, in einen bestimmten horizontalen Abstand von demselben und immer nach derselben Seite sich zu bilden. Wenn es sich um eine *Polysiphonia*-Art handelt, die auf jedem Glied ein Blatt erzeugt, wird die Neigung der letzten Segmentwand unmittelbar die Orientirung des letzten Blattes der Scheitelzelle angeben können, wenn diese Mittheilung nicht eher durch eine durch die Plasmaverbindung der Zellen gehende Reizwirkung überführt wird. Jedenfalls würde die erste sichtbare, von der letzten Blattanlage ausgehende Wirkung in der Orientirung des nächsten Segmentkernes zu erblicken sein. Wenn die blattbildenden Segmente aber durch eine Anzahl steriler Segmente getrennt sind, muss die von dem letztgebildeten Blatte ausgehende Wirkung sich durch dieselbe fortpflanzen. Diese Annahme scheint Bestätigung zu finden in der von mir bei *Pol. urceolata* gemachten Beobachtung, dass der Kern auch bei der Bildung von diesen Zellen sich an diejenige Seite legt, wo das nächste Blatt erscheinen wird. Es dürfte wohl die Annahme nicht unwahrscheinlich sein, dass dies eine Wirkung derselben Ursache sei, welche die gleiche Lagerung der Kernes des nächsten blattbildenden Segmentes und damit auch den Ort des nächsten Blattes bestimmt.

Diese Auffassung ist ferner im Einklang mit der Correlation, welche zwischen der Stellung der Seitenorgane und derjenigen der erst gebildeten Pericentralzelle besteht. Wie Falkenberg (901, p. 41) schreibt, ist es ein Gesetz, „dass die Bildung der Pericentralzellen in den bis dahin noch ungetheilten astbildenden Segmenten stets auf der Seite der Insertion des Seitengliedes beginnt. Dies Gesetz gilt aber nicht nur für das astbildende Segment, sondern, wenn astfreie Segmente im Spross vorhanden sind, für alle astfreien Segmente, die dem astbildenden Segment vorhergehen, bis zur Insertion des nächst tieferen Seitengliedes . . . Nachdem ein Seitenglied gebildet ist, weiss sozusagen jedes folgende Segment der Pflanze bereits im voraus, auf welcher Seite das nächste Seitenglied entstehen wird, und der Ort, an dem die zuerst gebildete Peri-

p. 770. Auch bei anderen Arten können wohl ausnahmsweise grössere Abweichungen von dem normalen Divergenzwinkel gefunden werden. Seckt hat einige solche Fälle bei *Pol. violacea* aufgesucht und beschrieben (901, p. 19—22, Fig. 2—3 und 6—7, Taf. II).



centralzelle des Segmentes entstehen soll, ist dadurch gleichfalls fixirt“. Als ein besonders prägnantes Beispiel wird von Falkenberg *Polysiphonia opaca* erwähnt und abgebildet (l. c., Taf. XXI); die Blätter sind hier durch so viele sterile Glieder getrennt, dass die Bildung der Pericentralzellen oberhalb des letzten Blattes beginnt, ehe das nächste Blatt angelegt worden ist, und immer so, dass die erstgebildete Pericentralzelle in jedem Gliede an der Seite entsteht, wo das nächste Blatt stehen wird.

Diese Beziehung zwischen Blattinsertion und Lage der erstgebildeten Pericentralzellen tritt bei den mit wenigen Pericentralzellen versehenen *Polysiphonia*-Arten derart zu Tage, dass das Blatt an der Grenze zwischen den beiden erstgebildeten Pericentralzellen sitzt (vergl. Kny 873). Für *Pol. violacea* habe ich nun (884, p. 29, Rés. p. 5) nachgewiesen, dass die erste Pericentralzelle zur rechten Seite des Blattes gebildet wird, aber derart, dass das Blatt in einen Ausschnitt in seiner oberen linken Ecke zu sitzen kommt, während die angrenzende zweite Pericentralzelle keinen solchen Ausschnitt hat oder höchstens einen viel kleineren. Während es für die unmittelbare Betrachtung vielleicht naheliegend sein würde, dies in der Weise aufzufassen, dass die Lage der ersten Pericentralzelle durch die Lage des Blattes desselben Gliedes bestimmt sei, wird es nach dem oben Dargelegten natürlicher anzunehmen sein, dass die Lage der Pericentralzelle, ebenso wie die des Blattes, durch die Lage des vorhergehenden Blattes bestimmt sei. An dem einzigen Spross von *Pol. violacea* mit rechtsläufiger Spirale, den ich beobachtet habe, sass das Blatt in der oberen rechten Ecke der einen, ohne Zweifel erst gebildeten Pericentralzelle. Diese Beobachtung zeugt jedenfalls von der Correlation, welche zwischen den Lagen der beiden Organe besteht, spricht wohl auch für die Richtigkeit der oben vorgeführten Auffassung.

Nehmen wir an, dass die Ursache, welche die Lage eines neuen Blattes bestimmt, in dem letztgebildeten Blatte ihren Sitz hat, und bedenken wir, dass diese Ursache einseitig wirkt, indem das folgende Blatt immer nach derselben Seite gebildet wird, wäre es angezeigt, zu untersuchen, ob dies damit zusammenhängt, dass die Blätter nicht streng symmetrisch sind. Die Seitenstrahlen der Blätter gehen nämlich abwechselnd nach rechts und links aus; bei *Polysiphonia*, wo die Blattspirale immer linksläufig ist, sitzt der erste, unterste Seitenstrahl der Blätter immer an der rechten Seite. Falls diese Beziehung bei *Polysiphonia* kein zufälliges Zusammen-

treffen, sondern eine wirkliche Correlation darstellt, muss man erwarten, bei rechtsläufiger Blattspirale den ersten Blattstrahl nach links ausgehend zu finden. Dies hat sich aber nicht bestätigt, denn an dem oben erwähnten Spross von *Pol. violacea* mit rechtsläufiger Blattspirale sass der erste Seitenstrahl der Blätter wie gewöhnlich an der rechten Seite derselben. Aehnliches fand ich bei *Rhodomela subfusca.* An den neuerdings untersuchten Exemplaren dieser Alge ging die Blattspirale bald nach rechts, bald nach links, am häufigsten doch nach rechts; der erste Seitenstrahl der Blätter sass aber fast immer an der rechten Seite der Blätter, sowohl bei linksläufiger als bei rechtsläufiger Blattspirale. Nur an 3 Sprossen von 26 fand ich den ersten Seitenstrahl von der linken Seite der Blätter ausgehend („Linksblätter"). Der eine von diesen Sprossen hatte linksläufige Blattspirale, die beiden andern rechtsläufige; an dem einen von diesen letzteren wurden nur Linksblätter bemerkt, während der andere sowohl Links- als Rechtsblätter trug. Es besteht somit keine Correlation zwischen der Richtung der Blattspirale und der asymmetrischen Verzweigung der Blätter.

Bei denjenigen *Polysiphonia*-Arten, deren Seitensprosse als Achselsprosse der Blätter sich entwickeln, sind dieselben bekanntlich nicht median in der Achsel gestellt, sondern weichen mehr oder weniger nach links (nach der kathodischen Seite) von dem Mediane ab (vergl. Kny 873). A priori lässt sich nicht sagen, ob dies zur Richtung der Blattspirale oder zur asymmetrischen Organisation der Blätter in Correlation steht. Eine Untersuchung des mehrmals erwähnten Sprosses von *Pol. violacea* mit rechtsläufiger Blattspirale deutete darauf hin, dass das letztere der Fall sei, denn die Achselsprosse waren hier wie gewöhnlich nach links abweichend. Die Achselsprosse sind also nicht nach der kathodischen Seite der Blätter, sondern nach deren linken Seite verschoben, und es muss erwartet werden, dass eventuelle Achselsprosse von Rechtsblättern nach rechts verschoben sind.

Es giebt noch ein Stellungsverhältniss, das zur Spiralstellung der Blätter in ursächlicher Beziehung steht, nämlich die Stellung des ersten Blattes eines Seitensprosses. Bei den *Polysiphonia*-Arten mit linksläufiger Blattspirale sitzt es immer an der linken Seite des Seitensprosses, gleichgültig, ob dies ein Achselspross ist oder an der Stelle eines Blattes in der Spirale steht[1]). Wenn 4

1) Schwendener (880, p. 333) sucht diese Stellung dadurch zu erklären, dass die jungen Zweige derart gekrümmt sind, dass „die längste Seite bald dem Tragblatt,

Pericentralzellen vorhanden sind, und die Divergenz der Blätter $^1/_4$—$^2/_7$ ist, liegen in den Seitensprossen zwei Reihen von Pericentralzellen an der Vorderseite, zwei an der Hinterseite, und das erste Blatt sitzt dann immer in der Grenzlinie zwischen den zwei nach links liegenden Längsreihen (vergl. Kny 873, Fig. 15, Taf. I, Fig. 1, 5, Taf. II), also in einer ähnlichen Entfernung von der Mutterachse wie die Divergenz zwischen zwei aufeinander folgenden Blättern[1]). Hierdurch wird der Gedanke nahegelegt, die Mutterachse könnte für die Stellung des ersten Blattes des Seitensprosses in ähnlicher Weise bestimmend sein, wie das letztgebildete Blatt für das nächste Blatt desselben Sprosses bestimmend ist.

Dass Mutterachse und Tochterachse mit Rücksicht auf die Verzweigung einander in gleicher Weise beeinflussen, ist besonders deutlich in den Fällen zu sehen, wo die beiden Achsen einander ähnlich sind, wie bei *Ceramium* und anderen Algen mit pseudodichotomischer Verzweigung (vergl. Berthold 882, p. 623ff.). Diese Verzweigungsart findet sich auch bei *Polysiphonia fastigiata*, welche dadurch an *Ceramium* etwas erinnert. Es kommen hier (gewöhnlich) keine vegetative Blätter zur Entwickelung, es werden aber mit Zwischenräumen von einer beträchtlichen Anzahl von Gliedern Zweige gebildet. Der Zweig und die Mutterachse krümmen sich gegen einander etwas ein, und der nächste Zweig wird dann an der von der Tochterachse abgekehrten Rückenseite des Sprosses angelegt. Die Zweige gehen aus Segmenten hervor, die viel grösser als die gewöhnlichen „sterilen" Glieder sind und durch stark geneigte Wände von der Scheitelzelle abgegliedert werden (vergl. Magnus 872, p. 252, K.-R. 884, p. 5, Fig. 4—7). Die Divergenz der Zweige ist variirend von etwa 90° bis 180°; immer fand ich aber, dass, wenn die Divergenz kleiner als 180° war, der neue

bald der Verbindungslinie zwischen Stamm und Tragblatt ungefähr gegenüberliegt", indem er annimmt, dass das Blatt auf die längste Longitudinale kommt. Da diese Erklärung sich nur auf die Achselsprosse bezieht, während das erste Blatt dieselbe Stellung hat bei den Sprossen, welche an Stelle von Blättern kommen, wo also die Schwendener'sche Erklärung von selbst hinfällig wird, wird seine Gültigkeit wohl auch für die Achselsprosse aufgegeben werden müssen.

1) Bei *Pol. violacea* ist die Divergenz des ersten Blattes von der Mutterachse grösser als $^1/_4$, weil der Achselspross ein wenig gedreht ist in der Richtung der Blattspirale (K.-R. 884, p. 31, Rés. p. 5, Fig. 42); die Blattdivergenz ist aber auch gewöhnlich grösser als $^1/_4$. Inwieweit bei anderen Arten mit kleinerer Blattdivergenz die Divergenz des ersten Blattes von der Mutterachse entsprechend kleiner ist, muss bis auf weitere Untersuchungen dahingestellt bleiben.

Spross nach links von der Mittellinie der Rückenseite sass. Es würde hier also regelmässige Spiralstellung vorkommen, wenn die Divergenz constant wäre, oder man kann sagen, dass die Zweige in unvollkommener Spirale mit variirender Divergenz gestellt sind. Es ist nun bemerkenswerth, dass der Seitenzweig mit Bezug auf die Stellung des ersten Zweiges nach der Pseudodichotomie sich in ganz ähnlicher Weise wie der Hauptspross verhält, denn dieser Spross (zweiter Ordnung) steht auch entweder in der Mittellinie der Rückenseite oder mehr weniger von dieser Linie nach links abweichend bis zu einer Stellung mitten auf der linken Flanke des Sprosses. Die beiden Sprosse einer Pseudodichotomie sind einander überhaupt so ähnlich, dass man an älteren Gabelungen oft nicht unmittelbar sehen kann, welcher von beiden die Mutterachse und welcher die Tochterachse ist (vergl. K.-R. 884, Fig. 8, 9).

Um zu erfahren, wie das erste Blatt der Zweige orientirt ist bei verschiedener Richtung der Blattspirale, habe ich *Rhodomela subfusca* untersucht. Das erste Blatt sass hier immer an der einen Flanke des Seitensprosses, mit einer Divergenz von der Mutterachse, welche anscheinend dieselbe Grösse hatte wie die der Blätter (nämlich $^1/_4$—$^2/_7$, gewöhnlich am nächsten $^2/_7$). Es war aber keine Beziehung zwischen der Spiralrichtung des Hauptsprosses und der Orientirung des ersten Blattes an den Seitensprossen; wenn z. B. die Blattspirale am Hauptspross rechtsläufig war, konnte das erste Blatt der Seitensprosse ebenso gut an der linken wie an der rechten Seite sitzen. Dagegen war immer eine bestimmte Beziehung vorhanden zwischen der Stellung des ersten Blattes und der Richtung der Blattspirale am Seitensprosse; wenn nämlich die Blattspirale rechtsläufig war, sass das erste Blatt immer auf der rechten Seite, während es auf der linken sich befand, wenn die Spirale linksläufig war. Die Blattspirale ist also immer „vornumläufig“ [1]). Aehnlich verhielt sich der Spross von *Polysiphonia violacea* mit rechtsläufiger Blattspirale; die Seiten-

1) Während ich früher gefunden habe, dass die Blattspirale der successiven Sprossgenerationen bei dieser Alge antidrom waren, habe ich später bei Untersuchung von anderen Exemplaren gefunden, dass keine bestimmte Beziehung zwischen den verschiedenen Sprossgenerationen besteht mit Bezug auf die Richtung der Blattspirale. Ein Spross mit rechtsläufiger Spirale kann also Sprosse sowohl mit rechtsläufiger als mit linksläufiger Spirale tragen.



sprosse hatten alle (39) linksläufige Spirale, und sie trugen alle das erste Blatt an der linken Seite[1]).

Da somit das erste Blatt eines Seitenzweiges in einer bestimmten seitlichen Entfernung von der Mutterachse entsteht, und da diese Divergenz, wenigstens bei mehreren Arten, etwa dieselbe Grösse hat wie die der Blattspirale, würde es wohl, unter Berücksichtigung des oben Entwickelten, eine nicht ganz unwahrscheinliche Annahme sein, dass die Stellung des ersten Blattes eines Seitenzweiges, was die Grösse der Divergenzwinkel betrifft, durch die Mutterachse in ähnlicher Weise bestimmt wird, wie die Stellung eines späteren Blattes von der des vorhergehendes Blattes abhängig ist[2]). Die Richtung der Divergenz des ersten Blattes muss dagegen durch eine von der Mutterachse, wenigstens von der Spiralrichtung der Mutterachse unabhängige Ursache bestimmt werden, über deren Art sich übrigens nichts weiteres sagen lässt. Ist aber die Stellung und damit die Divergenzrichtung des ersten Blattes bestimmt, so ist auch die Divergenzrichtung aller folgenden Blätter des Sprosses gegeben. Die folgenden Blätter reagiren bei ihrer Anlegung in derselben Weise auf das vorhergehende Blatt, wie das erste Blatt auf die Mutterachse des Sprosses reagirt.

Eine Richtungsänderung der Blattspirale an demselben Sprosse scheint nur sehr selten vorzukommen. Ich habe im ganzen nur zwei Fälle beobachtet, nämlich an einem Sprosse von *Pol. nigrescens* mit unregelmässiger Blattdivergenz (884, Fig. 24*a*) und an einer Keimpflanze von *Pol. violacea* (888, p. 4); in beiden Fällen machte die Linie vom ersten bis zum zweiten Blatt einen Theil einer rechtsläufigen Spirale aus, während die folgenden Blätter in einer linksläufigen Spirale sassen. Seckt giebt an (p. 21), dass er öfter beobachtet habe[3]), dass die Richtung der Blattspirale sich änderte nach dem Auftreten einer blattlosen Segmentzelle; die Divergenz blieb aber unverändert $^1/_4$ des Stammumfanges. Warum

---

1) Aehnlich wie *Rhodomela subfusca* verhält sich nach Cramer (864, p. 71) die zu den Ceramiaceen gehörende *Spyridia filamentosa*.

2) Ich will nicht unerwähnt lassen, dass in den ersten blattlosen Segmenten der Seitenzweige von *Polysiphonia* die Zellkerne sich nicht die linke Seite des Zweiges anlegen, wie es nach dem Verhalten der Kerne in den blattlosen Segmenten bei *Polysiphonia urceolata* erwartet werden konnte, sondern sich an die Rückenseite des Sprosses legen.

3) Leider giebt der Verf. nicht an, bei welcher Art er diese Beobachtung gemacht hat. Es ist überhaupt sehr wenig glücklich, dass er *Pol. sertularioides*, *P. violacea* und *Rhodomela subfusca* zusammen bespricht, weil diese Arten in mehreren Beziehungen wesentlich verschieden sind.

dies geschieht, vermag der Verfasser nicht zu sagen; „für die mechanische Erklärung fehlen die Anhaltspunkte“ (p. 22). Wenn aber Seckt der Meinung ist, dass diese Fälle „mehr als alle anderen bisher angeführten Beweise gegen die Annahme einer Constanz der Divergenzen“ sprechen (p. 21), so scheinen sie mir im Gegentheil gerade zu beweisen, dass die Divergenzen constant bleiben können, wenn auch die Richtung der Blattspirale sich ändert, was nach dem oben Dargelegten nicht verwundern kann. Wir kennen die die Spiralstellung bestimmenden Kräfte nicht; es muss aber angenommen werden, dass die Grösse der Divergenz durch andere Factoren bestimmt wird als die Richtung der Spirale.

Durch die im letzten Abschnitte vorgeführten Bemerkungen sollte auf einige Erscheinungen aufmerksam gemacht werden, die mit der Spiralstellung der Rhodomeleen in enger Beziehung stehen, und welche für das Verständniss derselben von Bedeutung sind. Bei weiteren Studien über dieses Thema werden sie eingehend berücksichtigt werden müssen.

Kopenhagen, December 1901.

Literatur-Verzeichniss.

G. Berthold (882), Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XIII, 1882, p. 569.

— — (883), Ueber Spiralstellung bei Florideen. Botan. Ztg., 1883, p. 729.

C. Cramer (864), Physiologisch-systematische Untersuchungen über die Ceramiaceen. Heft I. Neue Denkschr. d. schweiz. Gesellsch. für die gesammten Naturwissenschaften, Bd. XX, Zürich 1864.

P. Falkenberg (901), Die Rhodomelaceen des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 25. Monographie. Berlin 1901.

L. Kny (873), Ueber Axillarknospen bei Florideen. Festschrift zur Feier des hundertjährigen Bestehens d. Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin, 1873.

L. Kolderup Rosenvinge (884), Bidrag til Polysiphonia's Morfologi. Botanisk Tidsskrift, Bd. 14, 1. Hefte, Kjöbenhavn 1884, p. 11, Résumé français p. 1.

— — (888), Sur la disposition des feuilles chez les Polysiphonia. Botanisk Tidsskrift, Bd. 17, 1. Hefte, Kjöbenhavn 1888, p. 1.

P. Magnus (872), Ueber *Polysiphonia*. Botan. Ztg., 1872, p. 251.

S. Schwendener (880), Ueber Spiralstellungen bei Florideen. Monatsber. der kgl. preuss. Akad. d. Wiss. zu Berlin. April 1880, p. 327.

— — (883), Zur Theorie der Blattstellungen, VI. Ueber Spiralstellungen bei Florideen. Sitzungsber. d. k. preuss. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1883, p. 769.

— — (885), Ueber Scheitelwachsthum und Blattstellungen. 5. Stellungsverhältnisse bei *Crouania annulata*. Ibid. 1885, p. 933.

— — (901), Zur Theorie der Blattstellungen. Ibid. 1901, p. 556.

H. Seckt (901), Beiträge zur mechanischen Theorie der Blattstellungen bei Zellenpflanzen. Inaug.-Diss. Cassel 1901. Separat-Abdruck aus „Beihefte z. Botan. Centralblatt". Bd. X, Heft 4.

Figuren-Erklärung.

Tafel VI.

Fig. 1—2. *Polysiphonia Brodiaei*. In Kultur erzogene Keimpflanzen. In Fig. 1 sitzt das dritte Blatt an der abgekehrten Seite. Vergr. 300.

Fig. 3—14. *Polysiphonia urceolata*.

Fig. 3, *A*. und *B*. Eine Sprossspitze von zwei Seiten gesehen. Die Blätter sind ebenso wie in den folgenden Fig. nummerirt. In *B* ist die oberste Segmentwand an ihre Insertion an der abgekehrten Seite der Aussenwand gezeichnet. Vergr. 600.

Fig. 4, *A*—*C*. Sprossspitze von drei Seiten gesehen. In Fig. *C* ist im Stamm und im Blatt 3 die nächstobere Querwand durch ein Versehen nicht gezeichnet worden. Vergr. 600.

Fig. 5. Sprossspitze. *b* Blattanlage. Vergr. 600.

Fig. 6. Junger Seitenzweig. Der Kern der Scheitelzelle hat sich getheilt, der Segmentkern liegt an der Rückenseite des Sprosses. Gegenüber demselben sieht man im optischen Durchschnitt die erste Anlage der Querwand. Das Segment würde unzweifelhaft niedrig, blattlos werden. Vergr. 1100.

Fig. 7. Spitze eines jungen, noch blattlosen Seitensprosses von der rechten Seite gesehen. In der Scheitelzelle ist rechts die erste Anlage einer neuen Querwand im optischen Durchschnitt sichtbar; die feine von hier ausgehende Linie zeigt den Verlauf derselben bei höherer Einstellung in der Peripherie der Zelle. Vergr. 1100.

Fig. 8. Spitze eines Seitenzweiges, dessen Rückenlinie schräg nach vorn und links gekehrt ist. Es ist neulich das erste blattbildende Segment abgegliedert worden. Vergr. 600.

Fig. 9. Noch blattloser Seitenzweig von der linken Seite gesehen, im optischen Durchschnitt. Es ist eine neue Querwand schon angelegt, bevor die vorhergehende noch fertiggebildet ist. Vergr. 1100.

Fig. 10. Seitenzweig mit zwei Blattanlagen. Die Scheitelzelle enthält zwei Kerne; der untere hat sich an die Seite des nächsten Blattes gelegt, obgleich das Segment kein Blatt bilden wird. Vergr. 600.

Fig. 11. Nach dem letzten Blatte (2) sind zwei „sterile" Segmente gebildet worden, und ein drittes ist eben angelegt (bei tiefer Einstellung konnte die Segmentwand gesehen werden). In diesen drei Segmenten sind nur die Nucleolen der Kerne gezeichnet. Die Divergenzen dieser Kerne vom letzten Blatte sind ungleich gross und für die beiden letzten etwas grösser als die Blattdivergenz. Vergr. 600.

Fig. 12. Sprossspitze mit drei Blättern; das dritte von diesen ist in der Figur unsichtbar, weil es an der abgekehrten Seite sass. Der untere Kern der Scheitelzelle, der nur wenig kleiner als der obere ist, und daher unzweifelhaft einem blattbildenden Segmente angehören wird, liegt an der Seite, wo Blatt 4 erwartet werden kann. Blatt 1 ist bei der Präparation etwas zurückgebogen worden. Vergr. 600.

Fig. 13. Sprossspitze mit einem Blatt, *b*, nach welchem fünf sterile Segmente folgen. Die Scheitelzelle ist im Begriff, ein blattbildendes Segment zu bilden. Der untere Kern lag in einem tieferen Niveau als der obere. Rechts sieht man die Wandleiste im optischen Durchschnitt, während die feine schräge Linie den Verlauf derselben an der hinteren Wand der Zelle zeigt. Vergr. 1100.

Fig. 14. Das letzte Blatt, *b*, ist dem Beschauer zugekehrt. Von der Scheitelzelle wird ein blattbildendes Segment abgetrennt durch eine Wand, die noch nicht fertig gebildet ist. Diese Wand wird genau in Profil gesehen. Vergr. 1100.

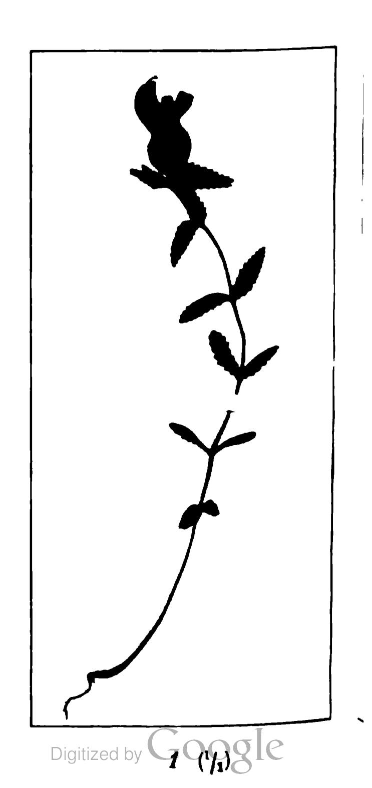
Fig. 15. *Polysiphonia elongata.* Scheitel mit drei Blattanlagen, das dritte nach hinten gekehrt. Die Scheitelzelle enthält zwei Kerne, von denen der untere an der Seite liegt, wo Blatt 4 entstehen wird. Vergr. 1100.

Inhalt
des vorliegenden 2. Heftes, Band XXXVII.

---

2 (1/1)



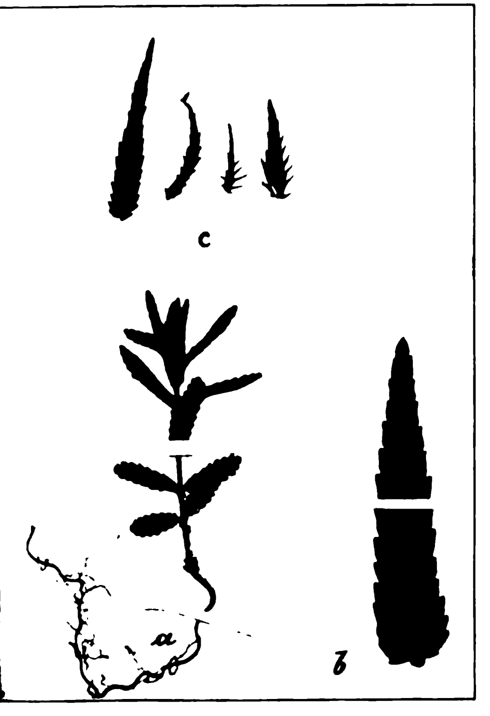


: A. Wagner, phot.

6 (1/3)

1 (1/1)

5 (1/2)



3 (1/1)

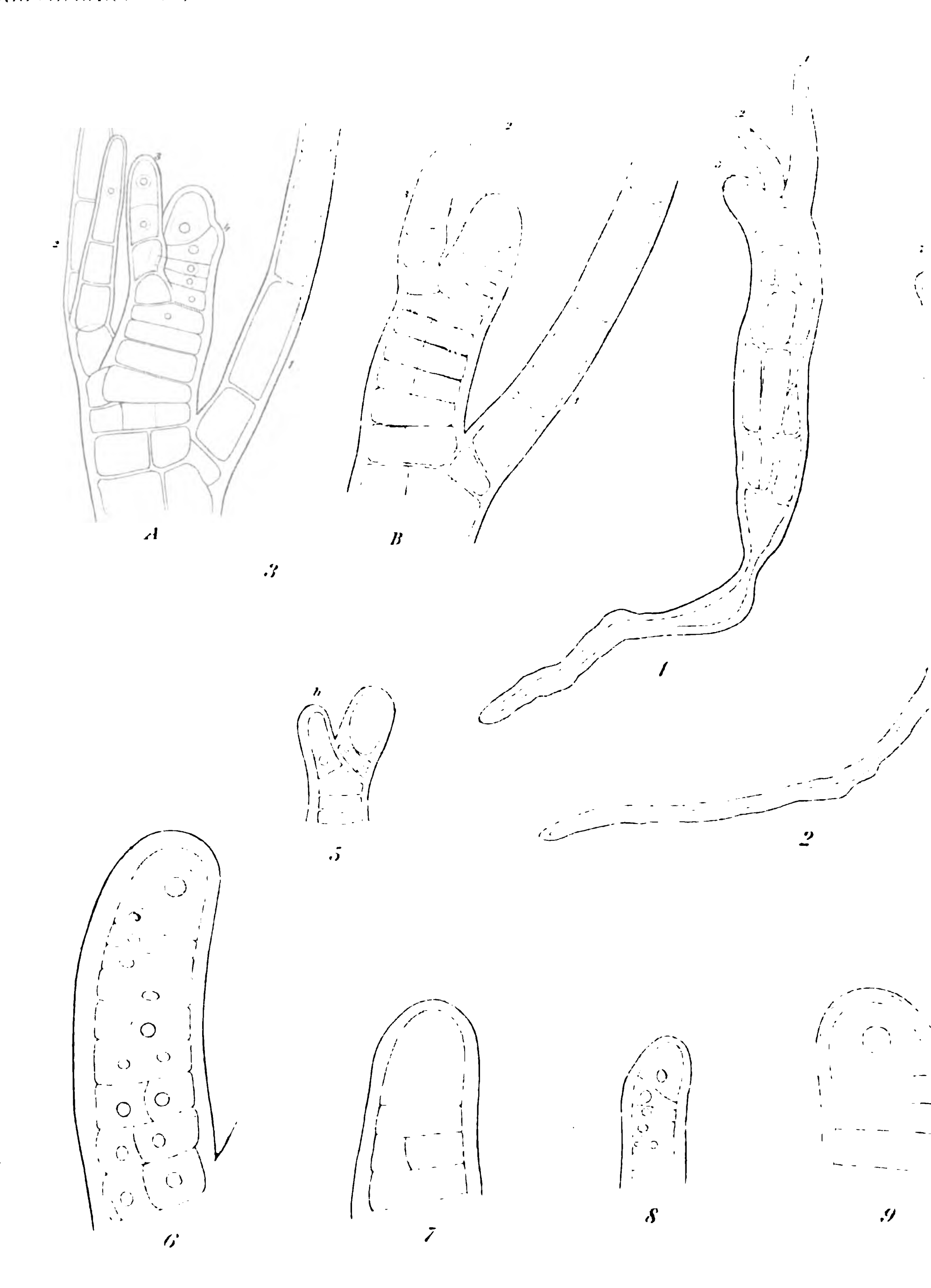


4 (1/2)

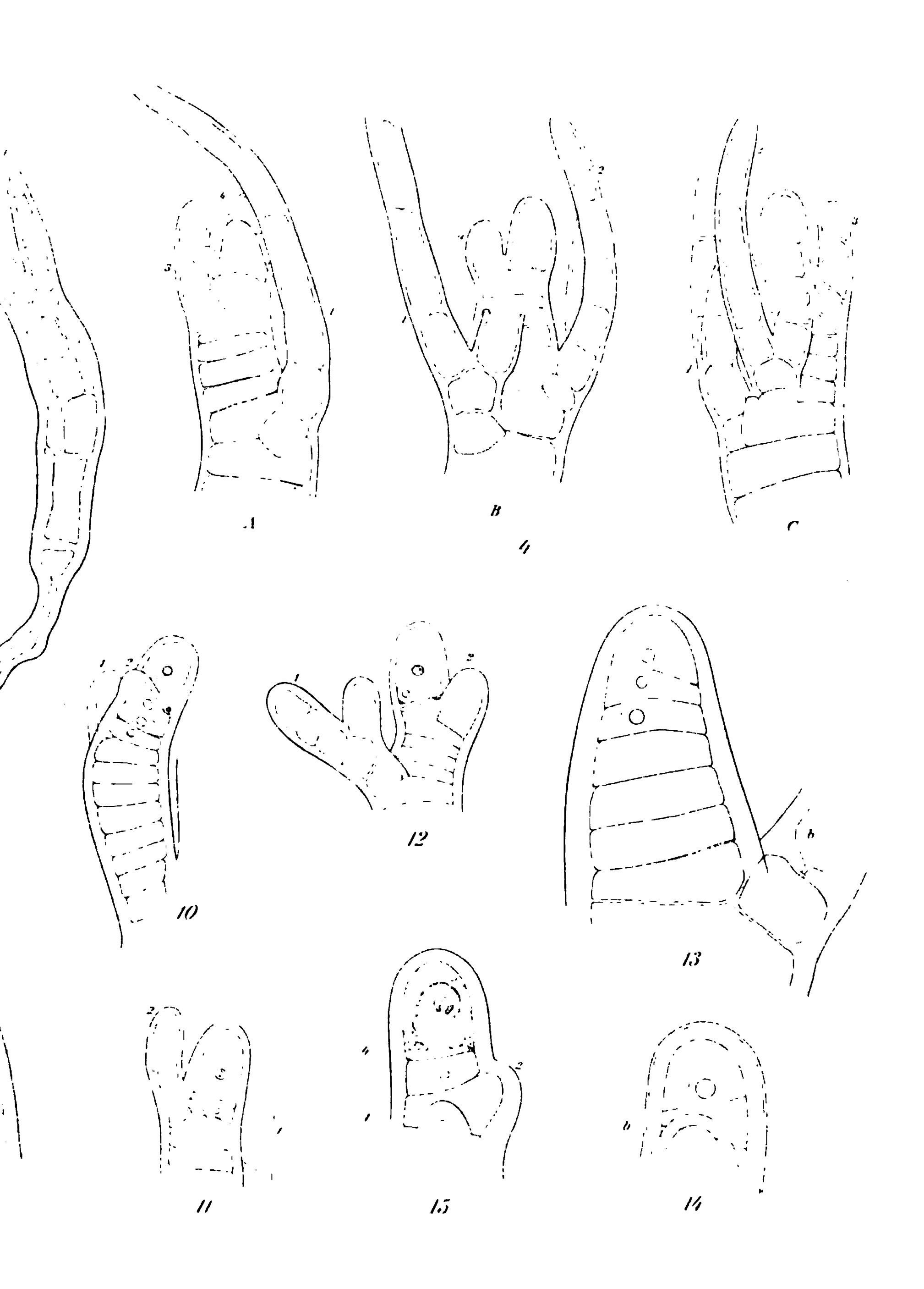




8 (1/2)


A
B
3
1
2
5
6
7
8
9

Taf. VI.



JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer und **E. Strasburger**

Professor an der Universität Leipzig — Professor an der Universität Bonn

Siebenunddreissigster Band. Drittes Heft

Mit 5 Tafeln und 4 Textfiguren.

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1902

Alle Zusendungen für die Redaction bittet man zu richten an **Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. August bis 20. September nur an Gebrüder Borntraeger in Berlin SW. 46, Dessauerstrasse 29**

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Inhalt der vorhergehenden Hefte 1 u. 2, Band XXXVII.

Ueber die Zersetzung der Huminsäure durch physikalisch-chemische Agentien und durch Mikroorganismen.

Von

J. Nikitinsky.

Mit 4 Textfiguren.

(Aus dem bakteriologischen Kabinette des Agronomischen Instituts zu Moskau.)

Der bedeutende Gehalt der Huminsäure an einigen in landwirthschaftlicher Hinsicht wichtigen Substanzen — wie z. B. Stickstoff und Phosphorsäure —, die Wahrscheinlichkeit der Annahme, dass sich diese Substanzen bei der Zersetzung der Huminsäure in einer für die höheren Pflanzen leicht assimilirbaren Form ausscheiden, der kräftige und günstige Einfluss der Huminsubstanzen auf die physikalischen Eigenschaften des Bodens und die damit verbundene Wichtigkeit der Frage nach der Geschwindigkeit, mit welcher dieselben aus dem Boden schwinden: das sind die Gründe, die mich bewogen haben, dieses mir von Herrn Prof. N. Chudiakoff vorgeschlagene Thema zu vorliegender Arbeit zu wählen.

I. Gewinnung des Materials und dessen Zusammensetzung.

In den russischen Humusboden (Tschernoziom) sind die Huminsubstanzen hauptsächlich durch denjenigen Theil derselben vertreten, der den Namen Huminsäure führt und aus der Erde durch Auflösen in Alkalien und nachfolgendes Fällen der Lösung mit Säuren gewonnen wird.

Dieser Theil der Huminsubstanzen war es, der mir als Material zu den weiter unten zu beschreibenden Versuchen diente, wobei die Huminsäure aus einer mir gütigst von Herrn Prof. W. Williams überlassenen Probe von Humusboden des Tula'schen Gouvernements,

aus Herrn Schatiloff's Landgute „Mochowoie" stammend, dargestellt wurde.

Die Ausscheidung der Huminsäure aus der Humuserde wurde folgendermassen ausgeführt.

Die durchgesiebte Erde wurde zu gleichen Volumtheilen mit Flusssand vermischt und in grosse Trichter auf eine Schicht Glasperlen oder reinen Kiessand gebracht, sodann behufs der Zersetzung der Humate mit 10 proc. Salzsäurelösung behandelt, und letztere mit Wasser bis zum Verschwinden der sauren Reaction in demselben ausgewaschen. Darauf wurde der Trichterinhalt mit 10 proc. Sodalösung und dann mit destillirtem Wasser so lange behandelt, als die abfliessende Flüssigkeit mit Huminsubstanzen noch gefärbt war. Die auf diese Weise erhaltene ganz schwarze Lösung von Huminsubstanzen in Soda wurde durch Berkefeld'sche poröse Filter, aus Infusorienerde, filtrirt, wobei sich auf dem Filter in kurzer Zeit eine bedeutende Schicht von durch Huminsubstanzen dunkelgefärbten Schlammtheilchen ablagert, sodass die Filtration nur in dem Falle ungestört vor sich geht, wenn die Oberfläche des Filters öfters mittelst Wasser und Bürste gereinigt wird. Wie die mikroskopische Untersuchung zeigte, enthält die filtrirte Lösung keinen Schlamm.

Aus der filtrirten Lösung wurde die Huminsäure mittelst Salzsäure ausgefällt und der Niederschlag zuerst mit angesäuertem, dann mit reinem destillirten Wasser ausgewaschen.

Das Auswaschen geschah hauptsächlich durch Decantiren, zuweilen aber auch auf dem Filter; dabei beobachtet man, dass nach einiger Zeit der Niederschlag von Huminsäure aufhört, sich zu setzen, selbst nach einem sehr langen Zeitraume (1½—2 Monate), und beim Auswaschen auf dem Filter durch denselben zu dringen beginnt. Diese Erscheinung wurde auch noch oft bei sehr schwach saurer Reaction beobachtet. Wird das Auswaschen fortgesetzt, so erhält man als endliches Resultat eine sehr geringe Menge Niederschlag, die nur einen unbedeutenden Theil der anfänglichen Menge desselben ausmacht.

Nachdem der Niederschlag bis zum Schwinden der sauren Reaction oder bis nur noch kaum merkliche Spuren einer solchen übrig blieben, ausgewaschen worden war, wurde derselbe in Schalen auf dem Wasserbade bis zur Trockne abgedampft, in einem Mörser fein zerrieben und 2—3 Tage lang an der Luft stehen gelassen.

In diesem lufttrockenen Zustande wurde die Huminsäure in Gläschen mit angeschliffenen Stöpseln aufbewahrt.

Die Zusammensetzung des auf diese Weise erhaltenen Pulvers war folgende:

	%-Geh. in der lufttrockenen Substanz	%-Geh. in der trockenen Substanz
Hygroskopisches Wasser in bei 60 ° getr. Sbz.	5,48	—
Asche	4,65	4,92
N	3,05	3,22
C	48,74	51,56
O + H	38,08	40,30

Bei einem Versuche von Oxydation der Huminsäure bediente ich mich eines von Merk bezogenen Präparates, wobei gefunden wurde:

Asche 3,42 % der lufttrockenen Substanz
N 4,00 % " " "

II. Oxydation der Huminsäure in Anwesenheit von Mikroorganismen.

Die Assimilation der Huminsäure durch die höheren Pflanzen könnte folgendermassen vor sich gehen:

1. Durch unmittelbare Assimilation des anorganischen sowohl als des organischen Theils der Huminsäure durch die Wurzeln der Pflanzen.

2. Nach vorangegangener Oxydation durch die Ausscheidungen der Wurzeln, wobei die sich dabei ausscheidenden einfacheren Verbindungen absorbirt werden.

3. Nach vorangegangener Zersetzung der Huminsäure im Boden, die unter dem Einflusse:

a) physikalisch-chemischer Agentien

b) von Mikroorganismen

stattfinden kann.

Auf Grund vorhandener Versuche[1]) kann die erste Annahme

1) Bréal, Alimentation des végétaux par l'humus et les matières organiques. Ann. Agron. 1894, 20. 361, 353. — J. Joffre, Bul. Soc. Chim. Paris. 13. 443. — J. König: Beiträge zur Selbstreinigung der Flüsse. Zeitschr. f. Untersuch. d. Nahrungs- und Genussmittel. 1900. Juni. Heft 6. 401. — Anton, The Assimilation of carbon by green plants from certain organic compounds. Proceed. of the Royal Soc. of London. Vol. XLVI. 1890. 118—121. — M. J. Dumont, C. R. de l'Acad. des Sciences T. CXXIV. p. 1051.

nicht für bewiesen angesehen werden; dennoch lassen diese Versuche in höherem oder geringerem Grade die Wahrscheinlichkeit derselben zu, obgleich die erste Annahme sich wahrscheinlich auf die zweite reducirt, da Versuche unter Ausschliessung der Einwirkung der Wurzelausscheidungen auf die Huminsäure niemals gemacht worden sind; das ist um so wahrscheinlicher, als eine Reihe von Molisch's[1]) Versuchen darauf hinweist, dass die Ausscheidungen der Wurzeln es wirklich vermögen die Huminsubstanzen zu oxydiren.

Indem wir noch erwähnen, dass in Bezug auf einige Pflanzen noch eine andere Assimilirungsart der Huminsubstanzen, nämlich durch *Mycorrhiza*[2]), angenommen werden kann, gehen wir zur Betrachtung des dritten Falles, d. h. zur Zersetzung der Huminsäure durch Mikroorganismen und durch physikalisch-chemische Agentien über.

Bevor wir aber zu dem Einfluss, den diese Factoren getrennt ausüben, übergehen, wollen wir die Frage discutiren, ob die Zersetzung bei der Zusammenwirkung jener Agentien stattfindet. Boussingault, Levi, Möller, Fodor, Wollny, Déhérain u. Demoussy, Kostytscheff, Schloesing jun., Petersen u. a. weisen auf Grund zahlreicher eigener Versuche darauf hin, dass im Boden mehr oder weniger energisch, je nach den Umständen, Bildung von CO_2 vor sich geht, und dass die in dem Boden enthaltene Luft immer reicher an CO_2 ist, als die atmosphärische.

Die erwähnten Versuche zeigen, dass die Bildung von CO_2 im Boden unter den verschiedensten Bedingungen stattfindet, dass sie mit dem Steigen der Temperatur zunimmt, aber auch bei niedrigen Temperaturen vor sich geht.

Zunahme der Feuchtigkeit bis zu einem gewissen Grade befördert die Oxydation; Wollny und viele andere sind zu dem Schlusse gelangt, dass in dem Masse, wie die Oxydation der organischen Substanzen des Bodens vor sich geht, die Oxydation sich verlangsamt und sich ein immer schwerer zersetzbarer Rest bildet; zu einem entgegengesetzten Schlusse gelangt Prof. Kostytscheff, der auf Grund seiner Versuche meint, dass die Zersetzung der organischen Substanzen im Boden sich mit der Zeit nicht mehr ver-

1) Sitz.-Ber. d. Kais. Akad. d. Wissensch. in Wien. 96. 1. 1887. 84.

2) Frank, Ber. d. D. Botan. Ges. 1888. 265 u. 1892. 10, 577. — Reess, Sitzungsber. d. physik.-med. Soc. zu Erlangen, 10. Mai 1880.

ändert und dass sowohl die verhältnissmässig noch frischen, als auch die schon lange in Zersetzung befindlichen organischen Substanzen sich mit gleicher Intensität oxydiren.

Alle erwähnten Untersuchungen wurden jedoch mit humushaltigen Erden und nicht mit der aus denselben ausgeschiedenen Huminsäure ausgeführt, weshalb alle diese Schlüsse sich nicht auf die Huminsäure, sondern auf die Gesammtheit der im Boden befindlichen organischen Stoffe beziehen, sodass man auf Grund dieser Versuche nicht entscheiden kann, ob die Huminsäure und die Huminsubstanzen, im engeren Sinne dieses Wortes, überhaupt sich oxydiren.

In Bezug auf diese letzteren hat Hoppe-Seyler[1]) die Ansicht ausgesprochen, dass sie sowohl den biologischen, wie den gewöhnlichen, im Boden befindlichen physikalisch-chemischen Agentien gegenüber ganz unzerstörbar seien.

Soweit mir bekannt ist, giebt es nur eine Arbeit in dieser Richtung, die mit Huminsäure, sowohl aus Zucker künstlich dargestellter als auch dem Boden entnommener, ausgeführt wurde. Es ist die Arbeit von Berthelot[2]) über den Einfluss des Lichtes auf die Oxydation der Huminsäure, — doch darüber weiter unten.

Im Hinblick auf das Obengesagte schien es uns nicht uninteressant, diese Frage aufzuhellen, und wurden zu diesem Zwecke folgende Versuche in Angriff genommen.

Versuch I.

Aus einer Probe von Huminsäure, die auf obenbeschriebene Weise dargestellt worden war, wurde Ammoniumhumat, durch Auflösen derselben in Ammoniak und nachfolgendes Abdampfen bis zur Trockne auf dem Wasserbade, bereitet.

4 g lufttrocknes fein zerriebenes Ammoniumhumat wurde mit geglühtem und mit HCl ausgewaschenem Quarzsand vermischt, die Mischung in einen Kolben *a* (Fig. 1) mit zwei Abzugsröhren gebracht und 60 ccm einer 0,2 % KH_2PO_4 und 0,2 % $MgSO_4$ enthaltenden Lösung zugegossen.

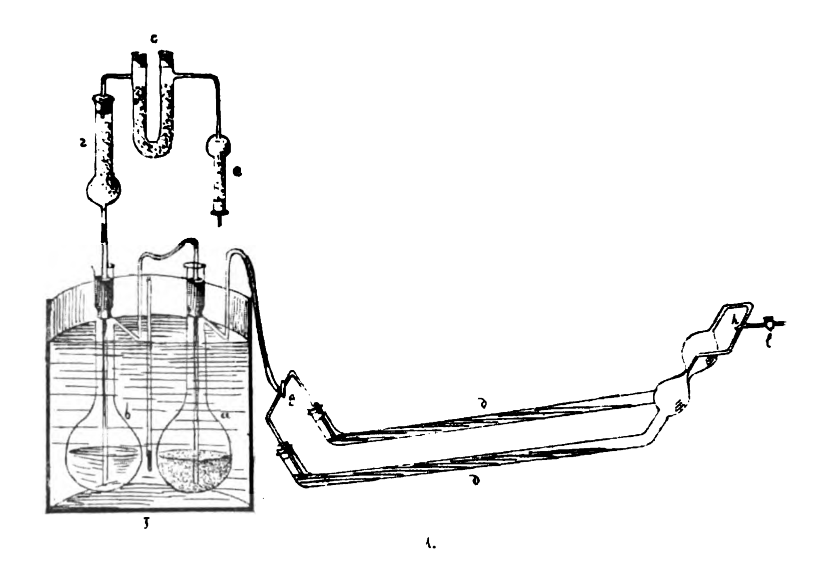
Folglich kamen auf je 100 g Sand 15 ccm Lösung, was ungefähr 60 % der vollen Wassercapacität des Sandes entspricht.

---

1) Zeitschr. f. physiol.-Chem. 13. 1889. 66.

2) Berthelot, Chimie végétale et agricole T. IV—X.

Dieser Kolben *a* war, wie die Zeichnung zeigt, durch Gummirohre mit einem andern Kolben *b*, welcher Wasser enthielt, verbunden, worauf beide Kolben 30 Min. lang im Autoclav bei 120 °C. sterilisirt wurden. Nach dem Erkalten wurde der Kolben *a* mit dem Humat mit 2 Tropfen Bodenextract, der aus 9 verschiedenen Bodenproben[1]) durch Verreiben mit Wasser im Mörser zubereitet worden war, inficirt.



Nach der Infection wurden die Kolben hermetisch mit Gummipfropfen, die mit Fett bestrichen waren, verkorkt und mittelst Gummirohren folgendermassen verbunden: der Kolben *a* durch einen Dreiweghahn mit zwei Pettenkofer'schen Röhren, der Kolben *b* mit Natronkalkröhren. Beide Kolben, *a* und *b*, wurden in einen Wasserthermostat gebracht. Das Reguliren der Temperatur geschah mittelst eines Quecksilberthermoregulators (Reichart's). Das Durchleiten der Luft wurde mit Hilfe eines Vacuums, welches durch einen einfachen Hahn *l* und dann durch einen Dreiweghahn *h* mit den Pettenkofer'schen Röhren verbunden war, bewerk-

1) 1. Dunkle obere Schicht von Waldboden aus dem Gouv. Tula, 2. Podsol-Boden aus demselben Gouvernement; 3. Humuserde, aus welcher die Huminsäure dargestellt worden war; 4. dunkle obere Schicht von Waldboden aus dem Gouv. Moskau; 5. Podsol-Boden aus dem Moskauer Gouv., 6. Rasenerde; 7. Torf; 8. Holzmoder, rother und dunkler; 9. ganz schwarz gewordenes Farrenkraut und Schachtelhalme, die etwa ein Jahr lang im Walde gefault hatten.

stelligt und fand ununterbrochen während der ganzen Dauer des Versuches statt.

Da sowohl der Feuchtigkeit liefernde Kolben *b* als auch der Hauptkolben *a* die ganze Zeit über einer und derselben Temperatur ausgesetzt waren, so musste die Verdampfung in beiden eine gleiche sein und daher der Feuchtigkeitsgrad in dem Humat ein beständiger bleiben. Bei 40—60° C. wurde zwischen dem Kolben *a* und dem Dreiweghahn noch eine Flasche mit Wasser eingeschaltet, damit die bei 40—60° C. mit Dämpfen gesättigte Luft sich in demselben abkühle und den überschüssigen Dampf zurücklasse, wodurch der Verdünnung der Barytlösung durch die verdichteten Dämpfe vorgebeugt wurde.

Das Wechseln der Pettenkofer'schen Rohre geschah alle 24 Stunden, wobei dieselben abwechselnd thätig waren. Die Ausschliessung sowohl als das Wechseln der Rohre wurde einfach durch das Abdrehen der Dreiweghähne bewerkstelligt; aus den abgearbeiteten Röhren wurde die Barytlösung in Cylinder mit angeschliffenen Stöpseln abgegossen und nachdem sie abgestanden war titrirt. Die Resultate dieses Versuches sind in folgender Tabelle zusammengefasst (s. Anal. der Tab. A).

25° C.		40° C.		60° C.	
24 St.	CO_2 mg	24 St.	CO_2 mg	24 St.	CO_2 mg
1	14,96	12	15,18	20	14,28
2	14,96	13	14,27	21	11,37
3	14,96	14	11,61	22	11,37
4	19,64	15	8,93	23	8,92
5	16,95	16	7,14	24	8,92
6	16,95	17	7,14	25	5,35
7	16,06	18	7,58	26	7.14
8	16,95	19	7,58	27	5,95
9	14,27			28	5,95
10	14,72			29	5,95
11	12,50				
11	172,93	8	79,43	10	85,20
Mittelz.	15,72		9,93		8,52

in 29 Tagen 337,87 mg CO_2. Durchschnittlich in 29 Tagen zu 11,64 mg CO_2 täglich.

Dann wurden die Gummirohre, welche die Kolben mit den übrigen Theilen des Apparates verbanden, mit Schraubenklemmen

zugeklemmt und alles bei 15—20 ° C. stehen gelassen; nach 10 Tagen wurde CO_2 bestimmt, wobei 6 Stunden lang ein Luftstrom durchgeleitet wurde.

Es wurden dabei 27,67 mg CO_2 erhalten, was auf 1 Tag berechnet 2,77 mg ausmacht.

Die folgende Bestimmung von CO_2, die auf gleiche Weise nach anderen 6 Tagen ausgeführt wurde, ergab 16,96 mg CO_2, d. h. 2,83 mg täglich.

Es folgt daraus, dass Zersetzung der Huminsäure unter Bildung von CO_2 in Gegenwart von Mikroorganismen des Bodens, atmosphärischem Sauerstoff, 15 proc. Feuchtigkeit und bei t° zwischen 25, 40 und 60 ° C. wirklich stattfindet und augenscheinlich ziemlich energisch vor sich geht.

In den gegebenen Versuchsbedingungen oxydirte sich zu CO_2 während 29 Tagen circa 4% Kohlenstoff der anfänglichen Gewichtsmenge Huminsäure. Mit der Steigerung der Temperatur ging der Oxydationsprocess nicht stärker von statten, wie man hätte erwarten können, sondern im Gegentheil schwächer, was augenscheinlich darauf hinweist, dass das Ammoniumhumat einen leichter oxydirbaren Theil und einen andern schwer oxydirbaren enthält; in dem Maasse, wie der erste verbrennt, geht die Oxydation schwächer vor sich und wird sogar durch Temperaturerhöhung wenig gefördert.

Bei der Ausführung von drei einzelnen Versuchen für eine jede der drei angewandten Temperaturen würden wahrscheinlich andere Resultate erhalten worden sein, d. h. es hätte sich bei den höheren Temperaturen mehr CO_2 ausgeschieden als bei den niedrigeren.

Versuch II.

Um die Frage zu beantworten, ob Zersetzung der Huminsäure unter Bildung von CO_2 ohne Luftzutritt möglich sei, wurde der Versuch auf dieselbe Weise angeordnet wie der erste, nur wurde, anstatt kohlensäurefreier Luft, durch den Kolben ein Strom von Wasserstoff geführt, der mittelst Durchleitung durch Aetzkali und Chamäleon gereinigt worden war. Der Versuch fand nur bei einer Temperatur, 18—20 ° C., statt. Der Kolben wurde vorher stark evacuirt und dann mit Wasserstoff angefüllt, und wurde diese Operation behufs völliger Luftverdrängung, 6 mal wiederholt, worauf Wasserstoff durchgeleitet wurde. Die Resultate waren folgende (s. Anal. der Tab. B).

In den ersten 24 Stunden schieden sich CO_2 0,9 mg
„ „ folgenden „ „ „ „ CO_2 0,2 mg
„ „ „ „ „ „ „ CO_2 0,1 mg
aus; dann wurden die zum Kolben führenden Rohre mittelst Klemmen hermetisch zugeklemmt und der Kolben unter den früheren Versuchsbedingungen 10 Tage sich selbst überlassen.

Nach Ablauf dieser Zeit wurde 12 Stunden lang ein Wasserstoffstrom durchgeleitet.

Während 10 Tagen hatten sich CO_2 2,68 mg ausgeschieden, was auf 24 Stunden berechnet CO_2 . . 0,268 mg ausmacht.

Damit war der Versuch abgeschlossen, und wurde die Anordnung dazu benutzt, den vorhergehenden Versuch theilweise zu wiederholen, indem ein kohlensäurefreier Luftstrom durch den Kolben geleitet wurde.

Die Resultate waren wie folgt:
In den ersten 24 St. schieden sich CO_2 7,14 mg
„ „ zweiten 24 „ „ „ CO_2 10,71 mg
„ „ folgenden 48 „ „ „ CO_2 15,84 mg aus.

Die Luft wurde nicht die ganze Zeit über, sondern nur je 6 Stunden am Ende der 24 Stunden durchgeleitet; die übrige Zeit war der Kolben mittelst einer Klemme gut verschlossen.

Wir sehen, dass ohne den Sauerstoff der Luft Zersetzung der Huminsäure nicht stattfindet, was ein Zeichen ist, dass der Kohlenstoff der Huminsäure sich auf Kosten des atmosphärischen Sauerstoffs oxydirt, und die Oxydation desselben auf Kosten des in der Huminsäure selbst enthaltenen Sauerstoffs unter Zersetzung derselben nicht stattfinden kann.

III. Oxydation der Huminsäure in Abwesenheit von Mikroorganismen.

Indem wir jetzt zur Frage der Zersetzung der Huminsäure unter dem ausschliesslichen Einfluss physikalisch-chemischer Agentien übergehen, wenden wir uns zu allererst der obenerwähnten Arbeit Berthelot's zu. Berthelot hatte beobachtet, dass in Gläsern aufbewahrte Proben von Huminsäure an der dem Lichte, selbst dem zerstreuten, zugekehrten Seite ihre dunkle Färbung verlieren (es war künstliche Huminsäure) und stellte folgenden Versuch an. Einige Gramm feuchter Huminsäure, die aus Zucker erhalten worden

war, wurden an die inneren Wände eines grossen Kolbens gestrichen, worauf letzterer dem Sonnenlicht ausgesetzt wurde. Schon nach einigen Stunden konnte man bei der Durchleitung kohlensäurefreier Luft eine gewisse Menge CO_2, die sich im Kolben gebildet hatte, entdecken. Die Bestimmung von CO_2 wurde im Laufe von drei Wochen 4mal ausgeführt, wobei die Ausscheidung von CO_2 die ganze Zeit dauerte. Sodann wurde eine grössere Menge künstlich erhaltener Huminsäure in trockenem, fein gepulvertem Zustande zwischen zwei grosse Glasplatten gestreut und in ein stark beleuchtetes Zimmer gestellt. Im Laufe eines Sommers wurde die Säure gelb und die Analyse ergab:

Vor dem Versuch:	Nach dem Versuch:
C 63,9	C . . . 61,5
H . . . 4,5	H . . . 4,7

Dieselben Versuche wurden mit Huminsäure des Bodens, welche aus humushaltiger Erde mittelst Auflösen in Aetzlauge und Fällen der filtrirten Flüssigkeit mit Säure erhalten worden war, wiederholt und gaben dieselben Resultate, wobei nur die Oxydation weiterhin langsam vor sich geht. Berthelot bemerkt: „Die Reaction ist eine rein chemische, ausserhalb des Einflusses von Mikroben verlaufende, denen oft eine ausschliessliche Bedeutung in dem Processe der Kohlensäurebildung im Boden zugeschrieben wird.“ Seine Meinung gründet Berthelot darauf, dass er „mit einem Product gearbeit hatte, welches durch Behandlung mit Säuren und Alkalien erhalten worden war, in denen Anwesenheit von Mikroben des Bodens nicht angenommen werden kann.“ Diese Erwägung schliesst natürlich nur die Mikroben des Bodens aus, und auch bei weitem nicht alle, da in der Luft verschiedene Keime schweben, die in die Kolben leicht hätten eindringen können. Für eine rein chemische kann, glaube ich, nur die Oxydation in den Versuchen mit trockener Huminsäure angesehen werden, da in letzterer zu wenig Feuchtigkeit enthalten ist, als dass sich Mikroorganismen darin entwickeln könnten. Da Berthelot ausserdem in seinem Versuche der Kohlensäurebestimmung den Kolben dem Sonnenlichte aussetzte, so wirkte auf letzteren offenbar Wärme ein, die die Oxydation befördern konnte, in seinen Versuchen mangelt es auch noch an einer vergleichenden Kohlensäurebestimmung aus einem Kolben, der im Dunkeln gestanden hatte. Auf diese Weise kann aus Berthelot's Versuchen feuchte Huminsäure zu oxydiren nicht der Schluss gezogen werden, dass das Licht die Oxydation befördert. Ich ver-

suchte Berthelot's Beobachtungen an meiner Probe von Huminsäure des Bodens näher zu prüfen und stellte zu diesem Zwecke folgende Versuche an: Vor allem liess ich 10 Monate lang einige Proben trockener Huminsäure und trocknen Ammoniumhumats in Gläschen mit angeschliffenem Stöpsel und auch ganz ohne Stöpsel, d. h. bei guter Lüftung, in zerstreutem Lichte stehen und konnte in denselben nicht die geringste Veränderung beobachten. Der nächste Versuch war wie bei Berthelot angeordnet, nur unter vorhergegangener Sterilisation und Bestimmung der Kohlensäurebildung wie im Lichte, so auch im Dunkeln.

Versuch III (Anal. d. Tab. B).

Ein grosser Kolben (5 Liter Inhalt) wurde mit einem Wattepfropfen verstopft, durch welchen zwei Rohre, ein langes bis zum Boden reichendes und ein kuzes, gingen; das erste war mit einem Wattefilter behufs Sterilisirung durchstreichender Luft verbunden.

In den Kolben wurden circa 35,5 g feuchter Hminsäure (=.2,4 g trockener) gebracht und an die Wände gestrichen, worauf der Kolben 3mal zu je 30 Minuten mit Dampf von 100^0 sterilisirt wurde.

Nach der Sterilisation erwies es sich, dass die Huminsäure ausgetrocknet war, die Wände mit deren Schüppchen bedeckt waren und nur am Boden des Kolbens sich etwas Flüssigkeit befand. Somit konnte dieser Versuch mit feuchter Huminsäure, wie anfangs bezweckt wurde, nicht ausgeführt werden.

Nach dem Sterilisiren wurde der Wattepfropf mit Siegellack übergossen, 12 Stunden lang kohlensäurefreie Luft durchgeleitet und CO_2 bestimmt.

Dabei wurde gefunden: CO_2 . . . 16,07 mg.

Darnach wurde der Kolben auf 4 Tage in ein Wärmehaus gebracht und starkem Sonnenlichte ausgesetzt; alle 4 Tage war heiteres, heisses Wetter (16.—20. Juli).

Sodann wurde 12 Stunden lang Luft durchgeleitet.

In 4mal 24 Stunden hatten sich CO_2 . . . 22,32 mg ausgeschieden,
folglich in 24 „ „ „ CO_2 . . . 5,56 mg.

Darauf wurde der Kolben in einen dunklen Schrank bei ca. 20^0 C. auf 4mal 24 Stunden gebracht, wonach bei Durchleitung kohlensäurefreier Luft
während 96 Stunden . . . CO_2 . . . 41,06 mg,
folglich in 24 Stunden . . . CO_2 . . . 10,26 mg erhalten wurden.

Während des Stehens in dem Wärmehause wurde neben den Kolben ein Thermometer aufgestellt, dessen Kugel mit Huminsäure bestrichen war; am 2. Versuchstage zeigte er 61,0° C. (ein gewöhnlicher Thermometer zeigte nur 49° C.). Folglich wirkte auf die Huminsäure einige Stunden täglich eine Temperatur von 60° ein, bei welcher auf Grund weiter zu beschreibender Versuche die Oxydation auch ohne Einwirkung von Licht energisch glatt von Statten geht. In diesem Versuche findet ganz unerwartet eine so bedeutende Ausscheidung von CO_2, nachdem der Kolben bei verhältnissmässig niedriger Temperatur (20° C.) ins Dunkle gestellt worden war, statt, dass sie die Ausscheidung derselben bei der Einwirkung auf die Huminsäure heisser Sonnenstrahlen um das Doppelte überstieg. Diese Thatsache lässt sich durch die Nachwirkung der Sonnenstrahlen auf die Huminsäure erklären, doch war es mir leider nicht möglich diese Erscheinung näher zu untersuchen.

Da bei der Sterilisation mittelst Dampf die feuchte Huminsäure austrocknet, so war man genöthigt, bei Versuchen mit einer solchen kalte Sterilisation anzuwenden.

Ich beabsichtigte zu diesem Zwecke Chloroform zu verwenden, dasselbe erwies sich aber als ganz untauglich bei der Bestimmung von CO_2 vermittelst Titrirens des Baryts, da es dessen Titer stark herabsetzt, ohne einen Niederschlag zu bilden. Bei der Durchleitung kohlensäurefreier Luft durch das Chloroform und dann durch das Baryt erhielt ich in 6 St. eine Herabsetzung des Titers, welche 73,65 mg CO_2 entspricht. Zweckmässiger erwies sich Phenol; zwar setzt es auch den Titer etwas herab, jedoch so unbedeutend, dass man dies unberücksigt lassen kann.

Der Versuch wurde folgendermassen angestellt:

Versuch IV (s. Anal. d. Tab. B).

In 2 grosse Kolben von gleichem Rauminhalt, gleich dem des Versuchs III, doch mit Gummipfropfen versehen, wurde gleiche Menge feuchter Huminsäure eingetragen und an die Wände der Kolben gestrichen. Da die Huminsäure aus Sodalösung durch Fällen mit Salzsäure erhalten worden war, so konnte sie CO_2 enthalten. In dem vorhergehenden Versuche wurde diese CO_2 bei der Sterilisation abgetrieben, im gegenwärtigen Falle musste sie noch vor dem Versuch entfernt werden, zu welchem Zwecke die feuchte Huminsäure vor dem Eintragen in die Kolben bis zum Kochen

erhitzt und heiss evacuirt wurde; diese Operation wurde 3mal wiederholt.

Darnach wurde der eine Kolben (No. 1) auf ein gut beleuchtetes Fenster gestellt, der andre (No. 2) in einen dunklen Schrank gebracht. Auf dem Fenster war das Maximum der Temperatur nach kurzer Beleuchtung durch das Sonnenlicht 28—30 ° C. (t° wurde mittelst eines Thermometers bestimmt, dessen Kugel mit Huminsäure bestrichen war), während sie gewöhnlich nur 20—22 ° C. erreichte; im Schranke war die t° = 18—20 ° C. Nach 10 Tagen wurde in beiden Kolben CO_2 bestimmt, wobei kohlensäurefreie Luft 6 Stunden lang durchgeleitet wurde.

Nach 10mal 24 St. gab No. 1 20,53 mg CO_2; in 24 St. 2,05 mg,
„ „ „ „ „ „ 2 24,99 mg CO_2; „ 24 „ 2,50 mg.

Darauf wurden in beide Kolben je 3 ccm einer gesättigten wässerigen Phenollösung gebracht und nach Umschüttlung der Kolben No. 1 wieder auf das Fenster, No. 2 in den dunklen Schrank gestellt.

Nach 3mal 24 Stunden wurden bei 6stündiger Durchleitung von Luft CO_2 bestimmt:

in 3mal 24 St. gab der Kolben No. 1 15,17 mg CO_2; in 24 St. 5,05 mg,
„ „ „ „ „ „ „ No. 2 8,03 mg CO_2; „ „ „ 2,67 mg.

In den folgenden 10 Tagen unter denselben Bedingungen gab:

in 10mal 24 Stunden No. 1 CO_2 16,06 mg; in 24 Stunden 1,61 mg,
„ „ „ „ No. 2 CO_2 1,78 mg; „ „ „ 0,18 mg.

Darauf wurde der Kolben No. 1 auf einen Tisch weit vom Fenster in zerstreutes, doch starkes Licht gestellt, der Kolben No. 2 in den dunklen Schrank gebracht: nach 10 Tagen wurde CO_2 bestimmt.

In 10mal 24 St. gab der Kolben No. 1 CO_2 15,29 mg; in 24 St. 1,53 mg,
„ „ „ „ „ „ „ No. 2 CO_2 5,10 mg; „ „ „ 0,51 mg.

Wir sehen, dass vor der Sterilisation beide Kolben beinahe gleiche Mengen CO_2 gaben, meiner Ansicht nach lässt sich dies dadurch erklären, dass im Kolben No. 1 die Lebensthätigkeit der Mikroorganismen unter dem Einflusse des Lichtes herabgesetzt war, und die Huminsäure sich nur unter der Einwirkung des Lichtes zersetzte, während umgekehrt im Kolben No. 2 die Einwirkung des Lichtes fehlte, dafür aber die Lebensthätigkeit der Mikroorganismen sich entwickelte, sodass diese verschiedenen Einflüsse die Bildung von CO_2 in beiden Kolben offenbar ausglichen. Bei Ausschliessung des Einflusses der Mikroorganismen durch Sterilisation bemerken

wir, dass das Verhältniss sich ändert: aus dem Kolben No. 1 (im Sonnenlichte) entwickelt sich bedeutend mehr CO_2 als aus dem Kolben No. 2 (im Dunkeln). Der Unterschied in den Mengen der ausgeschiedenen CO_2 ist zu gross, als dass er durch einen gewissen Unterschied in den Temperaturen, in denen die beiden Kolben standen, erklärt werden konnte. Bei der letzten Bestimmung der CO_2 war dieser Unterschied sehr gering, da eine unmittelbare Einwirkung der Sonnenstrahlen ausgeschlossen war; folglich müssen wir zugeben, dass das Licht wirklich ein Factor der Zersetzung der Huminsäure ist.

Ueber die Frage von der Oxydation des Humus des Bodens bei hohen Temperaturen giebt es mehrere Arbeiten; Déhérain und Demoussy[1]) berechneten die Menge der CO_2, die sich aus den humushaltigen Erden bei hohen Temperaturen bildet; Prof. Kostytscheff[2]), E. Wollny[3]) führten ähnliche Untersuchungen aus. Frank[4]) weist darauf hin, dass unter der Einwirkung von Wasserdampf der Humus des Bodens sich zersetzt und den Pflanzen zugänglicher wird.

Doch beziehen sich alle diese Beobachtungen wieder auf sämmtliche organische Boden-Substanzen als Ganzes, nicht aber auf die Huminsäure. Die Oxydation der Huminsäure bei hohen Temperaturen, circa 100 ° C., bietet kein praktisches Interesse, da sie den gewöhnlichen Bodenbedingungen nicht entspricht, und ist nur für die allgemeine Charakteristik dieses Processes interessant.

Doch schon bei 60 ° C. bietet die Oxydation einiges praktische Interesse, da in gewissen Fällen die Oberfläche des Bodens von den Sonnenstrahlen beinahe bis auf 60 ° C. erwärmt werden kann. In dieser Richtung führte ich folgende Versuche aus. Zu allererst hielt ich mich bei der Frage auf, ob Huminsäure bei den gewöhnlichen, beim Trocknen gebräuchlichen Temperaturen, 60—100 ° C., getrocknet werden kann.

Versuch V.

Das Trocknen wurde an zwei Proben feinzerriebener, lufttrockener Huminsäure in Gläschen mit angeschliffenem Stöpsel vorgenommen. Es wurde erhalten:

1) Ann. Agron. 22 und C. R. 123, 1896. 278.

2) Die humushaltigen Bodenarten des Tschernosiomgebiets von Russland. T. I Die Bildung des Humusbodens (Tschernosiom). 1886.

3) Die Zersetzung der organischen Stoffe. 1897.

4) Ber. d. Deutschen Bot. Ges. 1888. XXXVII.

t° beim Trocknen:	Zeit des Trocknens Tage:	No. 1 Gewicht der Huminsäure g.	No. 1 Gewichtsverlust g.	No. 2 Gewicht der Huminsäure g.	No. 2 Gewichtsverlust g.
60° C.	Anfängliche Gewichtsmenge	3,0923		4,6323	
			0,2094		0,2883
	1	2,8829		4,3440	
			0,0062		0,0150
	1	2,8767		4,3290	
			0,0257		0,0545
	9	2,8510		4,2745	
			— 0,0240		— 0,0433
	1	2,8750		4,3178	
			0,0336		0,0465
	5	2,8414		4,2713	
			—		0,0135
	5	2,8414		4,2578	
			— 0,0003		— 0,0012
	7	2,8417		4,2590	
			—		—
	4	2,8417		4,2590	
			0,1132		0,1750
100° C.	2	2,7279		4,0840	
			0,0205		0,0309
	4	2,7074		4,0531	
			0,0488		0,0658
	6	2,6586		3,9873	
			0,0079		0,0073
	17	2,6507		3,9800	

Nachdem die Gläschen 5 Tage lang offen an der Luft stehen gelassen und dann gewogen wurden, ergab sich: 2,8664 — 4,8232.

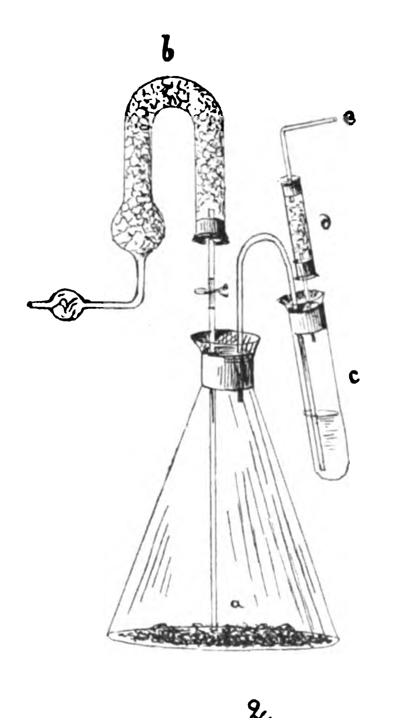
Aus diesem Versuche ist ersichtlich, dass es möglich ist Huminsäure sowohl bei 60° als bei 100° bis zum constanten Gewicht auszutrocknen; doch schon der plötzliche Uebergang von 60° auf 100°, sowie zum Theil die Thatsache, dass die nach dem Trocknen der Luft ausgesetzte Huminsäure ihr früheres Gewicht bei weitem nicht wiedererlangt, weist darauf hin, dass ausser Trocknung, wenigstens bei 100° C., auch noch Zersetzung der Huminsäure unter Gewichtsverlust, d. h. unter Ausscheidung von CO_2, vor sich geht.

Auch die Langwierigkeit des Trocknens bis zum constanten Gewicht bei 60° C. zeugt dafür, dass hier offenbar Zersetzung stattfindet.

Versuch VI.

Um die thatsächliche Entwickelung von CO_2 bei dem Trocknen der Huminsäure zu constatiren, wurde folgender Apparat (Fig. 2) zusammengestellt:

Ein kleiner Erlenmeyer'scher Kolben *a* mit 2 Rohren; das Zuleitungsrohr war mittelst eines Gummirohrs (mit Klemme) mit einem U-förmigen Natronkalkrohr *b* verbunden, während das Ableitungsrohr mit einem Barytlösung enthaltenden Probirrohr *c*, und das Abzugsrohr des letzteren mit einem Natronkalkrohr *d* in Verbindung stand. Auf den Boden des Erlenmeyer'schen Kolbens war eine Schicht Huminsäure, welche circa 15 g wog. geschüttet.



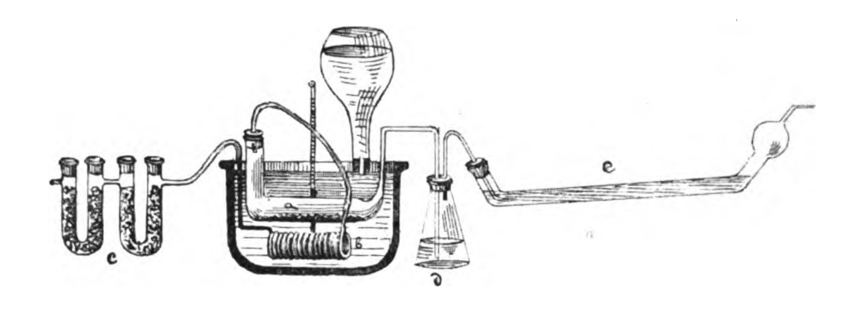
Der ganze Apparat nebst einem zweiten, genau eben solchen Controlapparate ohne Huminsäure wurde in einen Thermostat bei 60° C. gebracht. Nach 3 Tagen wurde die Klemme geöffnet und mittelst Ansaugen mit dem Munde an dem Röhrchen *e* ein Luftstrom durchgeleitet, wobei die Barytlösung sich stark trübte. Dieselbe wurde durch frische ersetzt, die nach 24 Stunden auch getrübt war; desgleichen nach anderen 24 Stunden. Somit kann thatsächlich auch bei 60° Bildung von CO_2 aus trockener Huminsäure constatirt werden.

Was die quantitative Bestimmung der sich bei erhöhten Temperaturen aus der Huminsäure ausscheidenden CO_2 anbetrifft, so stellte ich in dieser Richtung folgende Versuche an.

Versuch VII.

Auf den Boden einer Liebig'schen Ente *a* wurde eine Schicht von ungefähr 10 g (9,9705 g) zerriebener lufttrockener Huminsäure geschüttet, die auf gewöhnliche Weise aus Tschernosium (humushaltiger Erde) erhalten worden war. In die Ente trat in den Natronkalkröhren *c* von CO_2 befreite und in einem bleiernen Schlangenrohr *b* erwärmte Luft ein, die aus der Ente heraustretend durch eine Flasche *d* mit Wasser ging und in ein 100 ccm Barytlösung enthaltendes Pettenkofer'sches Rohr trat; die Luft wurde mit

Hilfe eines Vacuums durchzogen. Die Liebig'sche Ente und das Schlangenrohr tauchten in ein Wasserbad, welches entweder mittelst eines Mikrobrenners oder mittelst eines gewöhnlichen Bunsen'schen Brenners erwärmt wurde. Damit das Niveau



des Wasserbades unverändert bliebe, war in dasselbe ein Kolben mit Wasser umgestülpt. Die Oberfläche des Wassers war mit einer Oelschicht bedeckt (s. Anal. d. Tab. B).

In d. ersten 24 St. betrug bei 60° die Ausscheidg. von CO_2 9,596 mg,
„ „ nächst. 48 „ „ „ „ „ „ „ CO_2 8,034 mg,
„ „ folgd. 72 „ „ „ „ „ „ „ CO_2 10,710 mg,

Die tägliche Quantität war dabei:

1	24 Stunden	9,596 mg,
2	„ „	4,017 mg,
3	„ „	4,017 mg,
4	„ „	3,570 mg,
5	„ „	3,570 mg,
6	„ „	3,570 mg.

Hierauf wurde die Temperatur beinahe bis auf 100° (98—99,5°) gebracht, wobei sich in 6 Stunden bei 100° 13,38 mg CO_2 ausschieden.

Versuch VIII.

Derselbe Apparat wie der vorhergehende, nur anstatt der Liebig'schen Ente ein kleiner Erlenmeier'scher Kolben mit zwei Ableitungsröhren.

In den Kolben wurden 34,6412 g von E. Merck bezogener Huminsäure eingeführt (s. Anal. d. Tab. B).

In d. ersten 6 St. betrug bei 100° C. die Ausscheidg. v. CO_2 53,54 mg,
„ „ folgd. 6 „ „ „ 100° C. „ „ „ CO_2 25,88 mg,
„ „ „ 6 „ „ „ 100° C. „ „ „ CO_2 17,85 mg,
„ „ „ 6 „ „ „ 100° C. „ „ „ CO_2 14,28 mg,
„ „ „ 6 „ „ „ 100° C. „ „ „ CO_2 13,39 mg,
„ „ „ 6 „ „ „ 100° C. „ „ „ CO_2 8,92 mg.

Zwischen das Schlangenrohr und den Natronkolben war ein kleiner Kolben mit destillirtem, frisch gekochtem Wasser eingeschaltet und ebenfalls in das Wasserbad gestellt, sodass über die Huminsäure ein mit Wasserdampf gesättigter Luftstrom strich.

Sechs Stunden nach Durchleitung der Luft bei 100 ° C. schied sich CO_2 73,19 mg aus.

Versuch IX.

Der Apparat war mit dem in Versuch VIII benutzten identisch. Es wurden 21,0160 g lufttrockener Huminsäure, derselben, die schon in Versuch VIII zersetzt wurde, genommen, 20,8795 g Wasser hinzugethan und beides zu einem Brei verrührt (s. Anal. Tab. B).
In d. ersten 6 St. betrug bei 100° C. die Ausscheidg. v. CO_2 83,00 mg,
„ „ folgd. 6 „ „ „ 100° C. „ „ „ CO_2 33,02 mg,
hierauf wurde ein Strom Wasserstoff bei 20° C. 1/2 Stunde durchgeleitet, wobei sich CO_2 10,71 mg ausschieden: nach 2stündiger Durchleitung von Wasserstoff bei 100 ° C. betrug die Ausscheidung von CO_2 16,06 mg.
In d. folgd. 3 St. der Durchleitung bei 100° C. betrug CO_2 14,28 mg,
„ „ „ 3 „ „ „ „ 100° C. „ CO_2 5,35 mg,
„ „ „ 3 „ „ „ „ 100° C. „ CO_2 1,78 mg,
„ „ „ 3 „ „ „ „ 100° C. „ CO_2 0,45 mg.

Dann wurde aufs neue anstatt Wasserstoff kohlensäurefreie Luft durchgeleitet.

Während 9stündiger Luftdurchleitung bei 100°C. war die Ausscheidung von CO_2 . . . . 16,06 mg,
folglich alle 3 Stunden bei 100° . . . . 5,35 mg,
in den folgenden 18 Stunden bei 100° C. . . . . . 14,28 mg,
folglich in je 3 Stunden bei 100° C. . . . . . . 2,38 mg.

Darauf wurde der Erlenmeyer'sche Kolben geöffnet, wobei es sich erwies, dass die Huminsäure ganz trocken geworden war. Es wurden 14,7603 g Wasser zugegossen und nach der Verschliessung des Kolbens mit dem Pfropfen wurde derselbe wieder in das Wasserbad gebracht und ein Luftstrom durchgeleitet. Sechs Stunden nach

der Durchleitung bei 100° C. betrug die Ausscheidung von CO_2 50,95 mg, folglich alle 3 Stunden betrug die Ausscheidung CO_2 25,47 mg.

Versuch III[bis] (s. Anal. Tab. B).

Nach Beendigung des Versuches III wurde der Kolben auf 4mal 24 Stunden in den Thermostat bei 50° C. gestellt, wonach die Ausscheidung von CO_2 50,88 mg betrug, in 24 Stunden 12,72 mg. Der Kolben wurde in den Thermostat auf 48 Stunden wieder bei 60° gestellt und ergab CO_2 28,55 mg, d. h in 24 Stunden CO_2 14,28 mg.

Versuch X.

Dieser Versuch wurde parallel und gleichzeitig mit dem Versuch I, welcher die Zersetzung des Ammoniumhumats in Gegenwart von Mikroorganismen zum Gegenstand hatte, ausgeführt, nur mit dem Unterschiede, dass das Ableitungsrohr des Kolbens *a* mit dem Humat mit Watte verstopft war und zwischen den Kolben mit Wasser *b* und den Natronkalkrohren *c* ein Wattefilter *r* behufs Sterilisation der durchtreibenden Luft eingeschaltet war, wobei derselbe schon nach der Verbindung mit der Wasserflasche mittelst dem Gummirohr sterilisirt wurde, d. h. es wurden zusammen der Kolben *a*, *b* und der Filter *r* sterilisirt und dann schon in den Apparat eingeschaltet. In diesem Versuch wurde das Ammoniumhumat nicht mit Bodenextract inficirt, sondern blieb steril. Es wurden folgende Resultate erhalten (s. Anal. Tab. A.):

25° C.		40° C.		60° C.	
Tage	CO_2 mg	Tage	CO_2 mg	Tage	CO_2 mg
1	7,15	9	15,18	17	17,85
2	7,15	10	14,28	18	16,06
3	8,03	11	18,75	19	12,49
4	8,03	12	17,85	20	13,38
5	8,03	13	18,75	21	13,38
6	11,60	14	13,39	22	16,95
7	9,82	15	20,97	23	17,85
8	6,69	16	20,97	24	9,82
				25	9,82
				26	9,82
8	66,35	8	140,34	10	137,42
Durchschnittl.	8,29		17,54		13,74

In den ganzen 26 Tagen war die Ausscheidung von CO_2 344,11 mg,
durchschnittlich in 24 Stunden von CO_2 . . . . . 13,23 mg.

Hierauf wurden die Gummirohre, welche den Kolben mit Wasser mit den Natronkalkröhren und den Kolben mit dem Humat mit den Pettenkofer'schen Röhren verbanden, zugeklemmt und der Apparat bei 15—20° C. sich selbst überlassen.

Nach 10tägiger Durchleitung von Luft während 6 Stunden erwies sich CO_2 . . . . 7,14 mg,
d. h. in je 24 Stunden . . . . 0,7 mg,
in den folgenden 6 Tagen betrug die Ausscheidung von CO_2 16,06 mg,
d. h. in je 24 Stunden . . . . 2,67 mg.

Versuch XI.

Zur Erläuterung der Frage nach dem Zersetzungsvermögen des Ammoniumhumats ohne Zutritt des Sauerstoffs der Luft, unter dem alleinigen Einflusse physikalisch-chemischer Agentien, wurde der vorhergehende Versuch wiederholt, doch mit dem Unterschiede, dass der Kolben mit dem Humat vor dem Versuche evacuirt und mit Wasserstoff angefüllt wurde; diese Operation wurde 6 mal wiederholt und anstatt kohlensäurefreier Luft ein Strom mittelst Durchleiten durch KOH und $KMnO_4$ gereinigten Wasserstoffs durchgeleitet. Der Versuch fand nur bei einer Temperatur 18—20° C. statt (er war parallel dem Versuch II, in allem unter gleichen Bedingungsverhältnissen, angeordnet) (s. Anal. Tab. B).

In den ersten 24 Std. betrug die Ausscheidung von CO_2 0,67 mg,
„ „ folgd. 24 „ „ „ „ „ „ 0,56 mg,
„ „ „ 24 „ „ „ „ „ „ 0,89 mg.

Hierauf wurden die dickwändigen Gummirohre, die zum Kolben führten, mit der Schraubenklemme zugeklemmt und der mit Wasserstoff angefüllte Kolben 10 Tage stehen gelassen, wonach durch denselben 12 Stunden lang Wasserstoff geleitet wurde. Wie es sich erwies, betrug in 10 Tagen die Ausscheidung von CO_2 2,68 mg, d. h. durchschnittlich auf 24 Stunden berechnet 0,268 mg.

Somit findet bei Abwesenheit von Sauerstoff der Luft physikalisch-chemische Oxydation der Huminsäure nicht statt.

Darauf wurde durch den Kolben mit dem Humat ein Strom kohlensäurefreier Luft gebildet, zum Theil um den vorhergehenden Versuch X zu wiederholen; es erwies sich:

in den ersten 24 Stunden der Luftdurchleitung betrug die Ausleitung von CO_2 . . . . 6,25 mg,
in den nächsten 48 Stunden . . . . 8,68 mg.

Um zu bestimmen, ob sich beim Oxydationsprocess der Huminsäure nicht vielleicht Nitrate auf Kosten ihres Stickstoffes bilden, wurde der grösste Theil der oxydirten Proben, nach den Versuchen, mit Diphenylamin auf Nitrate geprüft; es wurden jedoch keine gefunden.

Aus allen oben beschriebenen Versuchen hinsichtlich der Zersetzung der Huminsäure unter der Einwirkung physikalisch-chemischer Agentien können folgende Schlüsse gezogen werden:

1. Huminsäure und deren Salze können sich wirklich durch alleinige Einwirkung physikalisch-chemischer Agentien unter Bildung von CO_2 zersetzen, und geht dieser Zersetzungsprocess ziemlich intensiv vor sich.

2. Diese Bildung von CO_2 hört in einer Atmosphäre, in welcher kein Sauerstoff vorhanden ist, auf, folglich findet dieselbe mittelst Oxydation des Kohlenstoffs der Huminsäure durch den Sauerstoff der Luft statt; Zersetzung der Huminsäure unter Ausscheidung von CO_2 auf Kosten des in der Huminsäure selbst enthaltenen Sauerstoffs findet dabei nicht statt (Versuch IX und XI).

3. Die Oxydation der trockenen Huminsäure wird bei einer und derselben Temperatur nach und nach schwächer (Versuche V, VIII, X, VII) und sinkt gegen das Ende entweder auf Null (Versuch V) oder auf eine sehr geringe Grösse herab.

4. Die Oxydation wird mit der Temperaturerhöhung energischer (Versuche V, VII, X), nimmt aber bei jeder gegebenen Temperatur an Stärke dennoch wieder allmählich ab und erreicht, wenn zur früheren niedrigeren Temperatur zurückgekehrt wurde, bei derselben Temperatur nicht mehr die frühere Intensität.

5. Oxydation der Huminsäure findet statt sowohl in trockenem (Versuche III bis V, VI, VII, VIII) als auch in feuchtem (Versuche IX, VIII) Zustande sowie auch dann, wenn sie als Lösung ihrer Salze (Versuche IX, X) dargeboten wird.

6. Die Oxydation der Huminsäure hängt in hohem Maasse von dem Feuchtigkeitsgrade derselben ab. Sie wird mit Zunahme der Feuchtigkeit intensiver (Versuche VIII, IX), doch ist die Grenze dieser Verstärkung von uns nicht bestimmt worden.

7. Uns auf die Punkte 3 und 4 gründend, aus denen folgt, dass die Oxydation unter sonstigen gleichen Bedingungen allmählich schwächer wird, sind wir genöthigt auch hier anzunehmen, dass die



Huminsäure aus einem leichter und einem schwerer oder garnicht oxydirbaren Theile besteht, und dass nach der Oxydation des ersteren ein schwer oxydirbarer Rest zurückbleibt, sodass Kostytscheff's Satz, dass die Oxydation der organischen Substanzen constant in der Zeit ist, sich auf die Huminsäure nicht beziehen kann und die erhaltenen Resultate vielmehr mit den Schlüssen Wollny's u. a. übereinstimmen, nach welchen bei fortschreitender Zersetzung der organischen Substanzen sich immer schwerer zersetzbare Substanzen anhäufen.

8. Huminsäure wie bei 60° C. so auch bei 100° C. bis zum constanten Gewicht auszutrocknen gelingt (Versuch V) zwar, doch ist es nicht möglich auf diese Weise das hygroskopische Wasser zu bestimmen, da in Folge des Gewichtsverlustes durch Oxydation das erhaltene Resultat ein zu hohes ist.

9. Berthelot's These, dass das Licht die Oxydation der Huminsäure befördert, wird durch unsere Versuche scheinbar bestätigt.

Jetzt erlaube ich mir die Resultate der Versuche I und X, sowie der Versuche II und XI zusammenzustellen; diese Resultate sind miteinander vergleichbar, da Versuch I parallel und unter sämmtlichen gleichen Bedingungen mit Versuch X, Versuch II desgleichen mit Versuch XI angeordnet waren.

Hier folgt die allgemeine Tabelle dieser Versuche (s. Anal. Tab. A und B).

I und X.

25° C.				40° C.				60° C.			
Inficirt		Steril		Inficirt		Steril		Inficirt		Steril	
Tage	CO_2 mg	Tage	CO_2 mg	Tage	CO_2 mg	Tage	CO_2 mg	Tage	CO_2 mg	Tage	CO_2 mg
1	14,96	1	7,15	12	15,20	9	15,20	20	14,27	17	17,85
2	14,96	2	7,15	13	14,30	10	14,30	21	11,37	18	16,06
3	14,96	3	8,03	14	11,60	11	18,75	22	11,37	19	12,49
4	19,60	4	8,03	15	8,90	12	17,85	23	8,92	20	13,38
5	16,90	5	8,03	16	7,15	13	18,75	24	8,92	21	13,38
6	16,90	6	11,60	17	7,15	14	13,39	25	5,35	22	16,95
7	16,10	7	9,82	18	7,58	15	20,97	26	7,14	23	17,85
8	16.90	8	6,69	19	7,58	16	20,97	27	5,95	24	9,82
9	14,30							28	5,95	25	9,82
10	14,70							29	5,95	26	9,82
11	14,50										
11	172,97	8	66,35	8	79,42	8	140,34	10	85,51	10	137,42

II und XI.

20° C.			
Inficirt		Steril	
Tage	CO_2 mg	Tage	CO_2 mg
1	7,14	1	2,67
2	10,71	2	6,24
3	7,92	3	4,10
4	7,72	4	4,10
4	32,67	4	17,11

Die Tabelle der Versuche I und X durchsehend, bemerken wir, dass bei t° = 25 ° C in Gegenwart von Mikroorganismen des Bodens sich beinahe doppelt soviel CO_2 ausscheidet, als bei Abwesenheit solcher; dasselbe bestätigt auch die Tabelle der Versuche II und XI.

Doch schon bei einer Temperaturerhöhung bis 40 ° C. gleichen sich die Kohlensäuremengen aus und noch weiter bekommt der sterile Kolben das Uebergewicht. Dieser Gang der Kohlensäurebildung in beiden Fällen ist in Tafel A (siehe folg. Seite) in Gestalt von Curven dargestellt.

Die Durchkreuzung der Curven bei einer verhältnissmässig so niedrigen Temperatur, wenn die Mikroorganismen noch vollkommen lebensfähig sind, und die weitere Uebergewichtsnahme des sterilen Kolbens sind wiederum nur dann erklärbar, wenn man annimmt, dass die Huminsäure einen leichter und einen schwerer oxydirbaren Theil enthält.

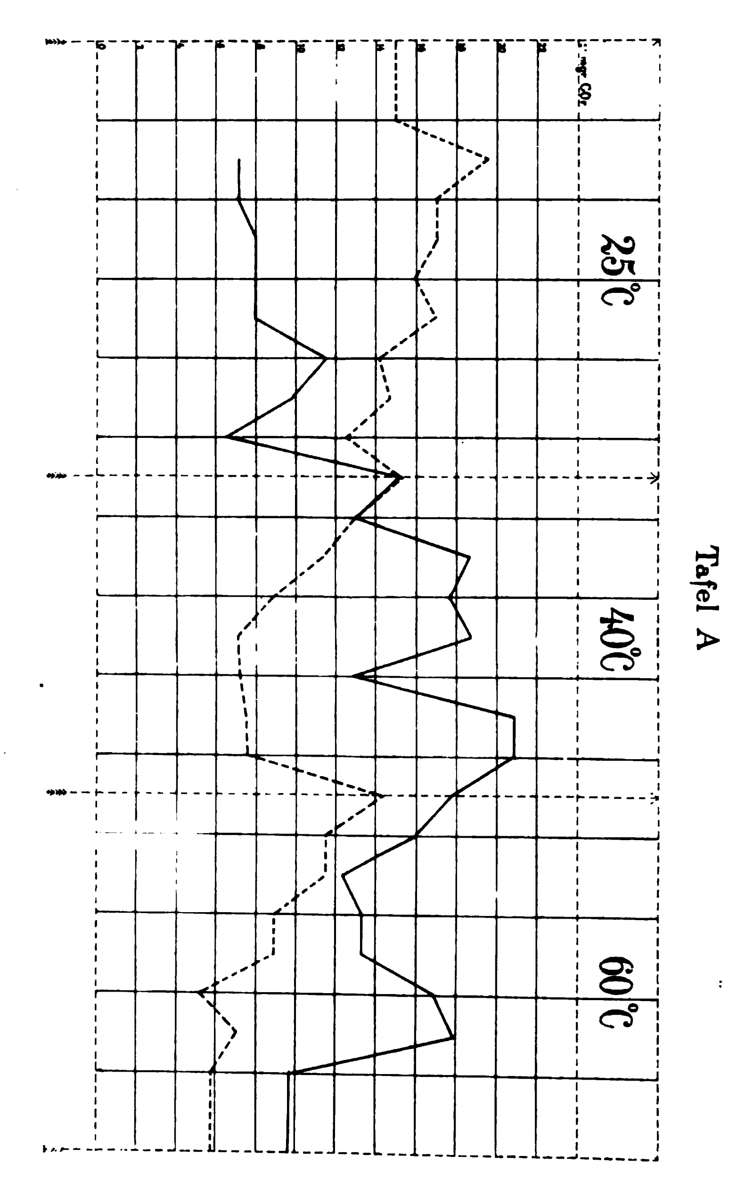
In dem inficirten Kolben hatte die Anwesenheit von Mikroorganismen die Oxydation bei 25 ° C. im Vergleich zu dem sterilen Kolben so sehr gesteigert, dass ein grosser Theil des leicht zersetzbaren Bestandtheils derselben sich bis zur Zeit der Temperaturerhöhung bis 40 ° hatte oxydiren können, während in dem sterilen Kolben noch eine bedeutende Menge dieses leicht zersetzbaren Theils zurückgeblieben war.

Somit fand die Temperaturerhöhung bis 40 ° in dem sterilen Kolben günstigere Bedingungen für die Entfaltung ihrer Wirksamkeit vor, als in dem inficirten.

Zu Gunsten einer solchen Erklärung redet noch der Umstand, dass in dem inficirten und in dem sterilen Kolben sich im ganzen nahezu gleiche Mengen CO_2 ausgeschieden hatten:

in dem sterilen Kolben 344,11 mg CO_2
in dem inficirten Kolben 337,90 mg CO_2

welche diesem leicht oxydirbarem Theil entsprachen.



Somit können wir, die Kohlensäuremengen, welche sich einerseits in Gegenwart von Mikroorganismen andrerseits in Abwesenheit solcher gebildet hatten, mit einander vergleichend, folgende Schlüsse ziehen.

1. Zersetzung der Huminsäure durch Mikroorganismen unter Bildung von CO_2 findet statt.

2. Dieselbe geht gleichzeitig mit der chemischen Oxydation der Huminsäure vor sich.

3. In der Huminsäure ist ein leichter und ein schwerer oxydirbarer Teil enthalten.

IV. Huminsäure als Nahrungsmittel für Mikroorganismen.

Die Zersetzung der Huminsubstanzen durch die verschiedenen Mikroorganismen wird durch die Fähigkeit dieser Substanzen bedingt letzteren als Nährsubstrat zu dienen, folglich wird unsere Aufgabe darin bestehen, zu zeigen, ob die verschiedenen Mikroorganismen sich auf den verschiedenen Huminsubstanzen entwickeln oder nicht.

Ueber diese Frage giebt es, soviel mir bekannt ist, nur eine systematische Arbeit, die von Reinitzer[1]); alles Uebrige ist nur in Gestalt von einzelnen zufälligen und noch dazu wenig zahlreichen Beobachtungen vorhanden.

So findet man z. B. bei Nefiodoff[2]) einen Hinweis darauf, dass die Schimmelpilze „sehr gierig über die Huminsubstanzen herfallen“, dass in Gläsern mit angeschliffenen Stöpseln aufbewahrte Huminsubstanzen anaërober bakterieller Zersetzung unter Entwickelung übelriechender Gase, die dem Geruch nach an die bei Fäulniss von Eiweissstoffen sich bildenden Producte erinnern, anheimfallen.

In Bezug auf diese Frage spricht P. Slioskin[3]) die Ansicht aus, dass die Huminsubstanzen im ganzen leicht durch Mikroorganismen zersetzt werden, wobei die freie Huminsäure durch Schimmelpilze, die mit Calcium verbundene durch Bakterien und physikalisch-chemische Agentien zersetzt werden soll. In Betreff

1) Botan. Ztg. 1900, 58, 58. Ueber die Eignung der Huminsubstanzen zur Ernährung von Pilzen.

2) „Landwirthschaft und Waldzucht“ (russisch) 1897. I.

3) Slioskin, Studien über den Humus (russisch) 1900. (Eine Dissertation.)

der freien colloidalen Huminsäure weist er darauf hin, dass ein liegen gelassenes Stückchen davon sehr schnell durch Schimmel inficirt und unter dessem Einfluss wie Gelatine flüssig wird; diese Zersetzung geht sehr rasch von statten: von einigen ccm Bodensatz war. nach Verlauf von zwei Monaten eine kaum wahrnehmbare Menge einer schwarzen Substanz übriggeblieben; bei der Zersetzung schied sich reichlich eine gelbliche Lösung ab. Es ist zu bedauern, dass diese interessante Beobachtung nicht eingehend genug beschrieben ist. Reinitzer führte seine Untersuchungen an Humusstoffen aus, die aus verschiedenen humushaltigen Erden: Garten-, Wald-, Heide und Wiesenerde, sowie aus Holzmoder erhalten worden waren, auf folgende Weise aus. Die Erden wurden mit sehr verdünntem Ammoniak bei 30—40 °C. ausgelaugt, die dunkelgefärbte Lösung durch ein dichtes Gewebe geseiht und die trübe Flüssigkeit auf dem Wasserbade eingedampft. Dann wurde der Rückstand in Wasser mit Zusatz von Ammoniak aufgelöst und filtrirt. Dabei ist es leicht, eine ganz klare Lösung zu erhalten, was vor dem Eindampfen nicht möglich gewesen war. Darauf wurde die klare Flüssigkeit mit HCl ausgefällt, der Niederschlag auf dem Filter vollkommen ausgewaschen (bis zum Verschwinden der Reaktion auf Cl in dem Waschwasser), in Ammoniak gelöst, und der Ueberschuss des letzteren auf dem Wasserbade abgetrieben. Für einige Versuche wurde der mit HCl erhaltene Niederschlag nicht in Ammoniak gelöst, sondern ausgewaschen und als feuchter Brei verwendet. Diese Huminsubstanzen enthielten als Bestandtheile alle für die Ernährung der Pilze nöthigen Elemente.

Verschiedene Proben dieser Substanzen wurden in Schälchen einige Tage lang im Zimmer aufgestellt und dann in die feuchte Kammer gebracht. Auf allen erschien nach 6—10 Tagen ein schwaches, kümmerlich wachsendes Mycel von *Penicillium crustaceum*.

Da der Boden verschiedene Kohlenhydrate, wie z. B. Pentosane, Hemicellulosen, Pentanverbindungen und verschiedene Gummiarten enthalten kann, und viele davon die Eigenschaft besitzen, sich mehr oder weniger in Alkalien zu lösen und mit Säuren gefällt zu werden, so kann in dem erhaltenen Material das Vorhandensein solcher angenommen werden. Um ein von solchen Beimengungen freies Material zu erhalten, wurde es 1—2 Stunden mit 5proc. Salzsäurelösung gekocht, wobei die erwähnten Kohlenhydrate sich in lösliche Zuckerarten hydrolysiren mussten. Darauf wurde

der Niederschlag sorgfältig ausgewaschen, in Ammoniak gelöst und entweder abgedampft oder als Niederschlag verwendet.

Auf den auf diese Weise gereinigten Huminsubstanzen bildete sich beim Stehen niemals ein Pilzmycel. Dicht ausgesäte Conidien von Schimmelpilzen blieben einen ganzen Monat unentwickelt. Dieselben Resultate wurden bei Versuchen mit Conidien von *Botrytis cinerea* Pers. und mit den Sporen von *Agaricus fumosus* L. erhalten. Diese Versuche wurden dahin abgeändert, dass die Lösungen der Huminsubstanzen nicht unmittelbar in Schalen gegossen, sondern ausgeglühter Sand damit befeuchtet wurde. Die Ergebnisse waren identisch. Reinitzer versuchte noch die verschiedenartigen Huminsubstanzen mit Waldboden zu inficiren, in welchem Pilze stark entwickelt waren (unter anderen nennt Reinitzer *Elaphomyces granulatus).* Auch hier wurden negative Resultate erhalten. Als weiteren Versuch stellte er Schälchen mit Huminsubstanzen auf einige Stunden auf Gartenboden. Ein Controlschälchen mit Nährgelatine wies demnach zahlreiche Bakterienkolonien und Schimmelpilze auf, während sich auf dem Humusboden noch nach einem Monate keine entwickelt hatten. Ferner stellte Reinitzer noch Versuche an, welche ihm die Frage: ob die Huminsubstanzen der Entwickelung der Pilze nicht hindernd entgegentreten, beantworten sollten. Es wurden der Nährgelatine Lösungen von Huminsubstanzen bis zu schwarzer Färbung beigemischt; auf einer solchen Humusgelatine entwickelten sich die Pilze sehr gut; die Entwickelung war nicht im mindesten zurückgehalten. Eine 10proc. Rohrzuckerlösung, welcher Ammoniumhumat beigemengt war, wurde mit Sporen von *Penicillium* inficirt und wies starke Entwickelung von Schimmelpilzen auf; dieselben bedeckten die ganze Oberfläche, und es bildeten sich in kurzer Zeit zahlreiche Conidienträger.

Dieser Versuch gab Veranlassung zu dem folgenden: Ammoniumhumat wurde durch wiederholtes Abdampfen mit Aetzkalilösung in Kaliumhumat übergeführt, in welchem die Huminsäure ausgefällt wurde; der Niederschlag wurde ausgewaschen und durch vorsichtiges Lösen in sehr verdünnter Aetzkalilösung vollkommen neutrales Kaliumhumat erhalten, welches nur den fester gebundenen Stickstoff enthielt. Auf einer Mischung aus dieser Substanz mit Zuckerlösung entwickelte sich der Pilz, obgleich bei weitem langsamer als in dem vorhergehenden Versuche, doch ebenfalls unter Conidienbildung. Der Schluss, den Reinitzer aus seinen Versuchen zieht, ist, dass „die Huminsubstanzen im Stande sind, den

Pilzen als Quelle der Stickstoffverbindungen zu dienen, obwohl sie unfähig sind, den Kohlenstoff zu liefern".

Die Versuche und Beobachtungen, die ich in dieser Richtung unternahm, waren folgende:

In Bezug auf Nefiodoff's Beobachtungen über die anaërobe Zersetzung der Ammoniumhumatlösung und das Ausfallen von Calciumhumat bei der Aufbewahrung in Gläsern mit angeschliffenen Stöpseln, muss ich bemerken, dass ich dergleichen niemals beobachtet habe, obgleich ich solche öfters in gleiche Bedingungen brachte: nach 2—4 Monaten waren keine Anzeichen von Zersetzung zu gewahren. Uebelriechende Gase entwickelten sich bei längerem Stehen nur dann, wenn den Huminsubstanzen Zucker beigemengt war.

Hinsichtlich P. Slioskin's Beobachtung über die energische, von Verflüssigung begleitete Zersetzung der Huminsäure veranstaltete ich folgende Versuche:

Gut ausgewaschene (bis keine Reaction auf Cl mehr stattfand) colloïdale Huminsäure (Niederschlag) wurde im Vacuum über Schwefelsäure so lange getrocknet, bis sie hinlänglich Consistenz gewann, um die ihr gegebene Form beizubehalten, und dann mit dem Spatel in Würfel geschnitten; letztere wurden auf Objectgläser gebracht und in feuchte Kammern gesetzt. Ehe die Proben in die feuchten Kammern kamen, waren sie 3—5 Stunden in der Luft, ungeschützt vor dem Staube, gelassen worden, worauf einer der Würfel sogleich in die feuchte Kammer gebracht wurde, während die übrigen zuerst noch stärker inficirt wurden; einer der Würfel bekam eine dichte Aussaat von Sporen des *Penicillium glaucum*, ein anderer wurde mit Bodenextract an der Oberfläche befeuchtet und dann mit einem Pilz inficirt, der sich auf einer mit HCl, Soda und Wasser ausgewaschenen Bodenprobe entwickelt hatte, und ein dritter mit einem Aufguss von Kleeblättern angefeuchtet. Im Laufe von 2 Monaten waren an keiner der Proben irgend welche Anzeichen von Entwickelung von Mikroorganismen oder Zersetzung der Huminsäure wahrzunehmen. Alle Würfel hatten ihre Form beibehalten; Zersetzung und Ausscheidung einer gelblichen Flüssigkeit wurde nicht beobachtet.

In eine Petri'sche Schale wurde eine Schicht colloidaler Huminsäure gebracht und deren Oberfläche mit dem Spatel geebnet, wonach auf dieselben Sporen von *Penicillium glaucum*, *Mucor Mucedo*, *Aspergillus niger*, *Trichothecium*, einem Pilze, welcher sich auf ausgewaschener Erde aus Bodenextract entwickelt hatte,

gesät, überhaupt bei jeder Gelegenheit Keime gebracht wurden. Im Laufe der 6 Versuchsmonate waren nicht die geringsten Spuren von Entwickelung der Mikroorganismen wahrzunehmen gewesen.

In Bezug auf die Zersetzung von Calciumhumat stellte ich folgenden Versuch an:

Calciumhumat (Darstellungsart p. 403), welches im Vacuum in einer Petri'schen Schale bis zu ziemlich dicker, doch noch breiartiger Consistenz getrocknet wurde, hatte eine glatte Oberfläche von matter schwarzer Farbe erhalten; nach der Inficirung verschiedener Theile dieser Oberfläche mit den Substanzen, welche auch zur Inficirung der Würfel aus colloidaler Huminsäure gedient hatten, wurde die Petri'sche Schale in die feuchte Kammer gestellt. Nach sechswöchentlichem Verbleiben derselben in der feuchten Kammer waren keine Veränderungen zu bemerken.

Ich halte es für nöthig zu bemerken, dass diese Versuche nicht als genaue Wiederholung der Beobachtungen von P. Slioskin gelten können, da letztere nicht eingehend genug beschrieben sind, um genau wiederholt werden zu können.

Ferner unternahm ich folgende Reihe von Versuchen, die den Zweck hatten, solche Mikroorganismen aufzufinden, welche im Stande wären, die Huminsäure als Quelle von Nährsubstanzen auszunutzen, und zugleich die vergleichende Assimilirbarkeit des Kohlenstoffs und des Stickstoffs der Huminsäure für die Mikroorganismen zu bestimmen.

Es war anzunehmen, dass es Mikroorganismen giebt, die der Ernährung mit Huminsubstanzen speciell angepasst sind. Um dieselben auszuscheiden, wandte ich die Methode des Ueberimpfens der Kulturen auf frisches Substrat von gleicher Zusammensetzung an, in Folge dessen alle zufälligen Beimengungen entfernt wurden und nur die zur Ernährung mit Huminsäure wirklich fähigen Mikroorganismen zurückbleiben mussten.

Es wurden folgende drei Wasserlösungen zubereitet:

Substrat I	Substrat II	Substrat III
1,5 % Huminsäure	10 % Huminsäure	1,5 % Huminsäure
—	0,5 % $(NH_4)_2SO_4$	—
—	—	0,2 % Rohrzucker
0,2 % KH_2PO_4	0,2 % KH_2PO_4	0,2 % KH_2PO_4
0,2 % $MgSO_4$	0,2 % $MgSO_4$	0,2 % $MgSO_4$

Die Zubereitung dieser Substrate geschah folgendermassen: Die, wie oben beschrieben, dargestellte und feingepulverte Humin-

säure wurde abgewogen, mit der Lösung der resp. Nährsubstanzen (wobei letztere durch Umkrystallisiren gereinigt worden waren) vermischt und zur Mischung vorsichtig 10proc. Sodalösung bis zu schwach alkalischer Reaction zugegossen; dabei löste sich die Huminsäure, indem sie in Natriumhumat überging, und die Flüssigkeit färbte sich ganz schwarz.

Die drei Substrate wurden zu je 100 ccm in 6 Kolben von 1 ½ Liter Rauminhalt gegossen, die Kolben mit Wattepfropfen verschlossen und 30 Min. im Autoclav bei 120° sterilisirt; nachdem dieselben abgekühlt waren, inficirte man sie mit Bodenextract, welcher durch Verreiben im Mörser folgender Bodenarten erhalten worden war:

1. Waldboden von der oberen schwarzen Schicht, aus dem Gouv. Tula,

2. Waldboden von der unteren Schicht, aus dem Gouv. Tula,

3. Humusboden (Tschernosiom) aus dem Gouv. Tula (welcher zur Darstellung der Huminsäure gedient hatte),

4. Gartenerde aus den Orangerien des Agronomischen Instituts,

und stellte sie in den Thermostat bei 30°.

Die Entwickelung der Mikroorganismen wurde sowohl auf Grund äusserer Anzeichen, wie z. B. Bildung eines Häutchens an der Oberfläche des Substrats, Entstehen eines Niederschlags am Boden oder eines Anflugs an den Wänden des Kolbens, Hellerwerden des Substrats in Folge der durch die Lebensthätigkeit der Mikroorganismen entstandenen sauren Reaction, wobei aus dem Natriumhumat freie Huminsäure als Niederschlag ausfällt und die Flüssigkeit heller wird, als auch durch mikroskopische Untersuchung des Kolbeninhalts beurtheilt; zu letzterer nahm man Proben mittelst des geglühten Platindrahts, um dem Hineintragen in die Kultur fremder Keime aus der Luft, welche die schon mehr oder weniger gereinigten Kulturen wieder hätten verunreinigen können, vorzubeugen. Die Mikroorganismen wurden sowohl lebend als auch gefärbt untersucht.

Die Ueberimpfungen auf frisches Substrat von gleicher Zusammensetzung geschah nach 10 Tagen. Ausserdem wurde Substrat I in anaërobe Bedingungen gebracht, und zwar auf folgende Weise: man stellte die Kolben mit dem Substrat unter eine gut mit Wachsfett auf eine dicke Glasplatte angeschliffene Glocke, deren obere Oeffnung mit einem gut angepassten Gummipfropfen versehen war, durch welche Röhren gingen, eine Trichterröhre mit

einem Hahn und eine unter geradem Winkel gebogene. Durch letztere wurde mittelst des Vacuums die Luft bis auf einige mm ausgepumpt, durch erstere, nach dem Auspumpen, in die in einer Schale unter der Glocke befindliche Pyrogallussäure zur Entfernung der Spuren von Sauerstoff Aetzkali gegossen. Die Glocke wurde in einen Wasserthermostat bei 30° versenkt.

Die Ueberimpfungen wurden auch alle 10 Tage vorgenommen, wobei diese Operation so rasch wie möglich ausgeführt wurde, um den schädlichen Einfluss des Sauerstoffs der Luft auf die anaëroben Mikroorganismen möglichst zu vermeiden.

Die wichtigsten Resultate unserer Beobachtungen über den Entwickelungsgang der Mikroorganismen in allen diesen Fällen sind in der nächste Seite folgenden Tabelle zusammengestellt.

Als Material zur Ausscheidung der reinen Kulturen dienten hauptsächlich die letzten Ueberimpfungen eines jeden Substrats, zuweilen in den Fällen, wenn irgend welche charakteristische Formen in überwiegender Menge erschienen, auch frühere, d. h. aus den mittleren Kulturen. Die reinen Kulturen wurden nach der Methode der Koch'schen Plattenkulturen erhalten, wobei sowohl die gewöhnliche Normalgelatine[1]) und Agar-Agar[2]) als auch mit Natriumhumat vermengte Gelatine verwendet wurden. Die anaëroben Kulturen wurden auf gleiche Weise ausgeschieden, doch wurden sowohl die Platten als auch die Probirröhrchen unter die Glocke gebracht. Die Identität oder Verschiedenartigkeit der Kulturen wurde nur auf Grund einiger weniger Anzeichen festgestellt, wie z. B. das (allgemeine) Aussehen der Colonie, die mikroskopische Untersuchung, die Form und Beweglichkeit der Mikroorganismen, die verflüssigende oder nichtverflüssigende Wirkung auf die Gelatine, sodass ich nicht behaupten kann, eine bestimmte Anzahl von Arten ausgeschieden zu haben. Es ist höcht wahrscheinlich, dass bei genauerer Untersuchung einige der von mir erhaltenen Arten sich als identisch erwiesen haben würden; doch schien mir die genaue Feststellung der Unterschiede in den ausgeschiedenen Kulturen auch nicht von wesentlicher Bedeutung, da der einzige Nachtheil, der aus einer solchen Ungenauigkeit entstehen könnte, eine etwas vermehrte Complication der nachfolgenden Arbeit sein würde. Die genaue Feststellung der Unterschiede sowie die Bestimmung der ausgeschiedenen

1) 10 % Gelatine, 1 % Pepton, 0,2 % KH_2PO_4, 0,2 % $MgSO_4$, 2 % Glukose.
2) 1,5 % Agar-Agar, 1 % Pepton, 0,2 % KH_2PO_4, 0,2 % $MgSO_4$, 2 % Glukose.



	Aërob			Anaërob
	Substrat I	Substrat II	Substrat III	Substrat I
Anfängliche Kultur	nach 10 Tagen Entwickelung sehr schwach, nach weiteren 2 Monaten — idem	nach 10 Tagen Entwickelung schwach, weitere 2 Monate — idem	nach 10 Tagen — schwach, nach 17 Tagen — Häutchen alkoholisch. Geruch, Hellerwerden, Hefe, sehr kleine Formen von Coccen; weiter — idem	nach 10 Tagen — Häutchen, kleine Stäbchen; nach 20 Tagen — Verschwinden des Häutchens, doch im Innern des Substrats dieselben Stäbchen
Erste Ueberimpfung	nach 10 Tagen sehr schwache Entwickelung, nach weitern 2 Monaten — idem	nach 10 Tagen sehr schwache Entwickelung; nach weiteren 2 Mon. — idem	nach 10 Tagen — schwach, nach 1 Monat — Flocken, Geruch von Buttersäure; sporenbildende Formen, an *Clostridium butyricum* erinnernd	nach 10 Tagen — schwach, nach 14 Tagen — idem nach 28 Tagen schwaches Häutchen
Zweite Ueberimpfung	nach 10 Tagen — Häutchen, Stäbchen und kettenförmige Coccen, nach 14 Tagen - idem	nach 10 Tagen ziemlich starke Entwickelung, kleine Coccen, nach 14 Tagen idem	nach 10 Tagen Hellerwerden, Geruch von Buttersäure; starke Entwickelung derselben Formen wie bei Impf. I. (Auf dasselbe Substr. III aber ohne Humus übergeimpft: gleichfalls starke Entw., Trübung, Häutchen und Geruch)	nach 10 Tagen sehr schwache Entw. hier und da lange, dünne Stäbchen; nach 1 Monat keine Organismen gefunden
Dritte Ueberimpfung	nach 14 Tagen — Stäbchen und kettenförmige Coccen, mässige Entwickelung	nach 14 Tagen kleine Coccen; mässige Entwickelung	nach 7 Tagen — Häutchen; die vorhergehende Form, Hefe, kettenförmige Coccen sehr kleine Formen	Vor der Untersuchung zerschlagen

Formen müsste, dünkt mich, in der Folge nach der Feststellung der Thatsache geschehen, dass die gegebene Form fähig ist die Huminsäure als Nahrungsquelle zu benutzen, und nur für diese Formen wäre eine solche Bestimmung von Bedeutung.

Die Ergebnisse der Ausscheidung reiner Kulturen sind folgende: Substrat I gab 7 verschiedene Formen, No. 1, 2, 3, 4, 5, 6 und 7. Substrat II gab 2 Formen mit 4 und 7 identisch. Substrat III gab 6 von einander und von den vorhergehenden verschiedene Formen: No. 8, 9, 10, 11, 12, 13 und 3 mit No. 3 und 4 identische Formen. Substrat I gab anaërob zwei Formen: No. 14 u. 15.

Darauf wurde eine jede der in reiner Gestalt ausgeschiedenen Formen auf alle drei (I, II und III) Substrate, um ihre Entwicklungsfähigkeit zu bestimmen, in kleine Erlenmeyer'sche Kolben, welche 50 ccm Lösung enthielten, ausgesäet. Ausserdem wurden mit jeder Form noch die Controllsubstrate besäet: III ohne Huminsäure — III′ und II ohne Huminsäure — II′.

Als Anzeichen der Entwicklung von Organismen dienten die früher aufgezählten.

Die Resultate dieser Kulturen sind in folgender Tabelle zusammengestellt; die Bedeutung der Symbole ist folgende:

× = gute, mit dem blossen Auge bemerkbare Entwicklung,
+ = schwache, nur mit dem Mikroskop wahrnehmbare Entwickl.,
— = gar keine Entwicklung.

Versuch XII.

No. der Kultur	Charakteristik der Kulturen	I	II	II′	III	III′
1	Coccen durch Kettchen verbunden, rosafarbene nicht zerfl. Colonien	+	+	+	×	×
2	Kurze Stäbchen, gelatinartige nicht zerfliessende Colonien	—	—	—	—	—
3	Kleine, dünne Stäbchen, fleischfarbene nicht zerfliessende Colonien	—	—	—	—	—
4	Sehr kurze ovale, unbewegliche, nicht zerfliess.	—	—	—	—	—
5	Grosse, lange Stäbchen, sehr beweglich, zerfl.	—	—	—	—	—
6	Stäbchen, bewegl., die Gelatine trübt sich, zerfl. nicht	—	—	—	—	—
7	Unbewegliche zerfliessende Coccen	—	—	—	—	—
8	Ausscheidung eines braunen Pigments (doch nicht Strept. chromog.)	—	—	—	—	+
9	Lange dünne Stäbchen, bewegl., zerfl.	—	—	—	+	+
10	In Ketten gereihte Stäbchen, unbewegl., nicht zerfliessend	—	—	—	+	+
11	Hefe	—	—	—	×	×
12	Sehr kleine Coccen, unbewegl., zerfl.	—	—	—	+	+
13	Sehr kleine Stäbchen, d. Colonien fliessen auseinander, bewegl.	—	—	—	+	+

(Fortsetzung von Versuch XII).

No. der Kultur	Charakteristik der Kulturen	I	II	II′	III	III′
14	Kurze Stäbchen, unbewegl., zerfl.	—	—	—	—	—
15	Lange Stäbchen, bewegl., Sporenbildung wie bei *Clostridium butyricum*	—	—	—	+	+

Ferner bekam ich mittelst Gelatine (mit und ohne Huminsäure) einige reine Kulturen unmittelbar aus dem Boden, nämlich:

Aus einer humusreichen oberen Schicht von Waldboden (Gouv. Tula, Landgut Mochowoie) wurden die Kulturen No. 16, 17 u. 18, ferner No. 8 und 1 als identische ausgeschieden; die Schimmelpilze waren durch *Penicillium glaucum*, *Mucor* und *Trichothecium*, die Bacterien durch *Bac. arborescens (ramosus)* in grosser Menge vertreten.

Aus Podsol-Boden wurden No. 19, 20, 21, 22 und 23 und mit den No. 1, 8 und 17 identische, *Streptothrix chromogenus* und *B: arborescens (ramosus)* ausgeschieden. Ausser den identischen und bestimmten wurden alle auf dieselben 3 Haupt- und 2 Controll-substrate ausgesäet. Die Resultate waren:

Versuch XIII.

No.	Charakteristik der Kulturen	I	II	II′	III	III′
16	*Diplococcus*, verflüssigt die Gelatine . . .	—	—	—	—	—
17	Sehr kurze ovale Stäbchen, verfl.	—	—	—	—	—
18	Sehr kleine dünne Stäbchen, verfl.	—	—	—	+	+
19	Fadenförmige Stäbchen, gelb, compacte Colonien, verfl.	—	—	—	+	+
20	Coccen, verfl. nicht	—	—	—	—	—
21	Coccen, verfl.	—	—	—	+	—
22	Lange Stäbchen, bewegliche, verfl.	—	—	—	—	—
23	Sehr kleine, verfl. Coccen	—	—	—	+	+

Darauf wiederholte man den Versuch mit bekannten, schon früher bestimmten Formen aus der Sammlung des Bakteriologischen Kabinets des Moskauer Agronomischen Instituts, hauptsächlich solche Formen, die im Boden angetroffen werden; an Bakterien nahm man folgende:

1. *Bac. arborescens (ramosus)* (2 mal mit gleichen Resultaten),
2. *Bac. Stutzeri* (2 mal mit gleichen Resultaten),

3. *Streptothrix odorifera* (2mal mit gleichen Resultaten),
4. *Streptothrix chromogenus*,
5. *Actinomyces albus*,
6. *Bac. subtilis*,
7. *Bac. proteus*.

Die Ergebnisse waren wie folgt:

Versuch XIV.

	I	II	II′	III	III′
Bac. arborescens (*ramosus*)	—	—	—	—	—
Bac. Stutzeri	—	—	—	—	—
Streptothrix odorifera	+	—	—	+	+
Streptothrix chromogenus	—	—	—	+	+
Actinomyces albus	—	—	—	+	+
Bac. subtilis	—	—	—	+	+
Bac. proteus	—	—	—	—	—

Bei der Betrachtung obiger Tabellen bemerken wir Folgendes: Die Substrate I und II gaben fast überall negative Resultate; das Substrat I besteht nur aus Huminsäure mit Zusatz von $KH_2 PO_4$ und $MgSO_4$, d. h die Mikroorganismen müssen hier der Huminsäure sowohl den Kohlenstoff wie den Stickstoff entnehmen.

Substrat II enthält ausserdem noch $(NH_4)_2 SO_4$, somit eine Stickstoffquelle, weshalb die Mikroorganismen zu ihrer Entwicklung aus der Huminsäure nur den Kohlenstoff zu nehmen brauchten. Auf keinem der beiden Substrate entwickelte sich Leben, woraus man schliessen kann, dass die zur Untersuchung dienenden Mikroorganismen nicht fähig sind dem Natriumhumat Kohlenstoff zusammen mit Stickstoff oder Kohlenstoff allein in Gegenwart einer guten Stickstoffquelle zu entziehen.

Nur die Kultur No. 1 gab auch auf den Substraten I und II schwache Keime, doch erlaubt das Vorhandensein einer analogen Entwicklung auch auf dem Controllsubstrate II, d. h. $(NH_4)_2 SO_4 + KH_2 PO_4 + MgSO_4$ nicht, anzunehmen, dass diese Form wirklich den Kohlenstoff der Huminsäure assimilirt hatte. Ein anderes bemerken wir auf Substrat III; unter 30 Kulturen gaben hier 16 Kulturen positive Resultate; Substrat III besteht aus Natriumhumat, Rohrzucker, $KH_2 PO_4$ und $MgSO_4$, folglich bietet sich die Kohlenstoffquelle immer in Gestalt von Zucker dar, und die Mikroorga-

nismen brauchen aus dem Humat nur den Stickstoff zu schöpfen; doch auch hier wurde fast in allen positiven Fällen auch auf dem zur Controlle dienenden Substrat III', welches nur Zucker und kein Humat enthielt, Entwicklung beobachtet; in diesen Fällen war es schwer einen Unterschied zwischen den Substraten III und III' zu bewahren, obgleich der allgemeine Eindruck, den ich von all diesen Kulturen erhielt, ein solcher war, dass sich die Mikroorganismen doch besser auf Substrat III als auf Substrat III' entwickeln. Auf Grund dieses allgemeinen Eindrucks einen Schluss zu ziehen, wage ich jedoch nicht.

Ich muss noch bemerken, dass nach Beendigung des Versuchs alle diese Kulturen mittelst Diphenylamin auf Nitrate geprüft wurden, es wurden aber nicht die geringsten Spuren solcher gefunden.

Bei Versuchen mit Schimmelpilzen besitzt man ein genaueres Kriterium für die Beurtheilung der Entwicklung derselben: das Gewicht der trocknen Mycelsubstanz; ausserdem hilft auch das Aussehen der Kulturen diese Frage lösen, so geben z. B. die Bildung oder das Vorhandensein von Sporen, ein an der Oberfläche sitzendes oder in das Substrat versenktes Mycel einigen Aufschluss über den Erfolg des Wachthums. In Betracht dessen, dass einerseits die Schimmelpilze im Gegensatz zu den Bakterien zu erfolgreicher Entwicklung einer sauren Reaction des Mediums bedürfen, dass andererseits in einem sauren Medium die Huminsäure aus ihren löslichen Salzen in Gestalt eines unlöslichen Niederschlags ausfällt, führte ich alle Pilzkulturen parallel unter schwach-saurer und schwach-alkalischer Reaction aus, wobei die alkalische Reaction durch Hinzufügen von Soda, die saure Reaction durch KH_2PO_4 in solcher Menge (0,2 %), wie ihrer zur Hineintragung von K und P in das Substrat benutzt worden war, erreicht wurde. Die Versuche wurden mit folgenden Pilzen ausgeführt:

1. *Penicillium glaucum*,
2. *Aspergillus niger*,
3. *Mucor mucedo*,
3. *Trichothecium*.

Die Kolben mit dem Substrat wurden während 30 Minuten im Autoclav bei 120° sterilisirt und dann mit einem der genannten Pilze inficirt. Nach dem Aufhören des Wachsthums filtrirte man nach 1½ Monaten alle Kulturen, die gekeimt hatten, auf abgewogenen bei 60° C. getrockneten Filtern und wusch die Huminsäure von

dem Mycel in sämmtlichen Fällen mit dem gleichen Volum (150 ccm) 2proc. Sodalösung, dann mit Wasser bis zum Schwinden der braunen Färbung (was zuweilen nicht gelang) und der alkalischen Reaction in dem Waschwasser ab.

Das Filter mit dem Mycel wurde bei 60° C. bis zum constanten Gewicht getrocknet und gewogen. Die Ergebnisse bestanden in folgendem:

Versuch XV.

In der ersten Reihe der Zahlen fällt das Maximum auf Substrat III mit alkalischer Reaction, während in den übrigen (ausser der 3.) — auf dasselbe Substrat, doch mit saurer Reaction.

Dieser Unterschied erklärt sich durch folgende Unterschiede in der Bereitung der Substrate. Für Penicillium wurden die humus-

Substrate	Gewicht des trockenen Mycels in Grammen.									
	I sauer	I alkal.	II sauer	II′ sauer	II alkal.	II′ alkal.	III sauer	III′ sauer	III alkal.	III′ alkal.
Penicillium glaucum	0,0037	0,0075	0,0056	—	0,0066	—	0,0765	0,0366	0,1372	0,0108
Aspergillus niger	0,0023	—	0,0034	—	0,0005	—	0,0463	0,0149	0,0351	0,0088
Mucor mucedo	—	—	—	—	—	—	0,0155	0,0207	—	0,0086
Trichothecium	—	—	—	—	—	—	0,1191	0,0803	0,0253	0,0275

haltigen Substrate zubereitet, indem in die durch KH_2PO_4 angesäuerte Lösung die nöthige Menge trockner feinzerstossener Huminsäure eingetragen wurde. Dabei blieb das Substrat hell, und war von schwacher, gelblich-brauner Farbe; die gepulverte Huminsäure lag am Boden. Für die andern drei Pilzarten wurde die Huminsäure mit einer sehr geringen Menge Sodalösung angefeuchtet eingetragen; dabei war die Lösung dunkel gefärbt, und die Huminsäure fiel nicht aus, trotz der merklich sauren Reaction in Folge der Gegenwart von KH_2PO_4. Im ersten Falle gab offenbar das Uebergewicht die Anwesenheit, jedoch nur bei alkalischer Reaction der Lösung, grösserer Mengen von Huminsäure, die mit dem Mycel in Berührung trat; im anderen Falle befand sich die Huminsäure, wie in den sauren, so in den alkalischen Substraten in Lösung, weshalb die günstige Wirkung der sauren Reaction durch nichts gehemmt wurde und daher stärker wirkte.

In Betreff des Aussehens der Kulturen muss ich sagen, dass in den alkalischen Substraten III und III′ und in den sauren — III

und III' bei *Penicillium glaucum* und *Aspergillus niger* die Entwicklung unter Bildung von Mycel, hauptsächlich versunkenem, und Sporen fast normal von statten ging. Bei *Mucor* bildete sich nur ein dünner Mycelfilz an der Oberfläche; Sporenbildung fand nicht statt.

Bei *Trichothecium* ging die Entwicklung nicht normal vor sich; an einer oberflächlichen Schicht fehlte es ganz, desgleichen fehlten Sporen, das unter der Oberfläche befindliche Mycel stellte sich als zähe schleimige Masse dar.

Die mikroskopische Untersuchung zeigte, dass in diese schleimige Masse Sporen und Fäden des Pilzes eingestreut waren und dass einige der letzteren in braunen Scheiden steckten, die bei dem Andrücken des Deckglases in viele sehr kleine braune Schüppchen zerfielen; offenbar war es die freie Huminsäure, die sich niedergeschlagen hatte.

Fremde Mikroorganismen wurden in dem Schleime nicht gefunden. Aus diesem Versuch können folgende Schlüsse gezogen werden:

1. *Penicillium glaucum* entwickelt sich besser als die übrigen untersuchten Schimmelpilze.

2. Für *Penicillium* und *Aspergillus* kann die Huminsäure als Quelle von Kohlenstoff und Kohlenstoff im Vereine mit Stickstoff dienen, doch nur in so geringem Maasse, dass man sich deren Wirkung entweder durch ungenügende Reinheit oder durch den Umstand erklären kann, dass während des Versuches in der Huminsäure eine chemische Zersetzung vor sich geht. Das Vorhandensein eines solchen Processes wird weiter unten bewiesen, obgleich dessen Richtung auch noch unbekannt ist. Es kann angenommen werden, dass sich dabei irgend welche organische Substanzen bilden, die als Kohlenstoffquelle dienen können. Dafür spricht die verzögerte Entwicklung des Pilzes auf den Substraten I und II; es ist, als warte derselbe auf die Anhäufung assimilirbarer Substanzen in dem Substrate und entwickle sich parallel der Bildung solcher. In dem Fall, wenn die Huminsäure durch andere assimilirbare organische Substanzen verunreinigt wäre, müsste, meiner Ansicht nach, schnelleres Wachthum erfolgen.

Nach diesem Vorbehalt sind wir, die Geringfügigkeit der Zahlengrössen und die Thatsache in Betracht ziehend, dass *Penicillium* sich sogar in Salzsäurelösungen entwickelt, berechtigt, den Schluss zu ziehen, dass Huminsäure als Quelle von Kohlenstoff allein oder im Verein mit Stickstoff für die untersuchten Pilze nicht dienen kann.

3. Als Stickstoffquelle scheint Huminsäure für die untersuchten Pilze dienen zu können, mit Ausschluss von *Mucor*, in Betreff dessen ich den Mangel an Uebereinstimmung in den Zahlen einem Fehler zuzuschreiben geneigt bin.

Es ist anzunehmen, dass die Mikroorganismen sich dagegen nicht gleichgültig verhalten, in welcher Form ihnen die Huminsäure dargeboten wird, ob in Gestalt von freier Säure oder von Salzen.

Um diese Frage aufzuhellen und auch um zu sehen, wie sich das Wachsthum auf andern Huminsubstanzen gestalten werde, unternahm ich folgende Kulturen:

1. Freie Huminsäure als Niederschlag.

I.

200 ccm reinausgewaschener Niederschlag,
4 g Rohrzucker,
0,4 g KH_2PO_4,
0,4 g $MgSO_4$.

II.

200 ccm reinausgewaschener Niederschlag,
1 g $(NH_4)_2SO_4$,
0,4 g KH_2PO_4,
0,4 g $MgSO_4$.

2. Natriumhumat:

Freie lufttrockene Huminsäure wird in der nöthigen Menge Soda aufgelöst und die Lösung zu den Salzlösungen zugegossen.

I.	II.
200 ccm destillirtes Wasser,	200 ccm destillirtes Wasser,
4 g Rohrzucker,	1 g $(NH_4)_2SO_4$,
3 g freie Huminsäure,	3 g freie Huminsäure,
0,4 g KH_2PO_4,	0,4 g KH_2PO_4,
0,4 g $MgSO_4$,	0,4 g $MgSO_4$.

3. Calciumhumat:

Es wurde folgendermassen bereitet: 10 g freie lufttrockene Huminsäure löste man in einer geringen Menge Soda auf, filtrirte auf einem einfachen Filter und fällte mit $CaCl_2$. Der Niederschlag

wurde mittelst Decantation bis zum Verschwinden der Reaction auf Cl gewaschen.

I.	II.
200 ccm Niederschlag,	200 ccm Niederschlag,
4 g Zucker,	1 g $(NH_4)_2SO_4$,
0,4 g KH_2PO_4,	0,4 g KH_2PO_4,
0,4 g $MgSO_4$,	0,4 g $MgSO_4$.

4. Ammoniumhumat.

Es wurde durch Auflösen von Huminsäure in Ammoniumlösung und nachfolgendes Abdampfen erhalten.

I.	II.
200 ccm Wasser,	200 ccm Wasser,
3 g Ammoniumhumat,	1 g $(NH_4)_2SO_4$,
4 g Rohrzucker,	0,4 g KH_2PO_4,
0,4 g KH_2PO_4,	0,4 g $MgSO_4$,
0,4 g $MgSO_4$,	3 g Ammoniumhumat,

wobei ein Paar Kulturen mit neutraler oder schwach saurer, ein anderes nach Hinzufügung von Soda bis zu schwach alkalischer Reaction aufgestellt wurden.

5. Künstliche Huminsäure.

Dieselbe wurde aus Rohrzucker folgendermassen hergestellt: 500 g Zucker erhitzte man 24 Stunden mit 2 Liter concentrirter Salzsäure. Die erhaltene harte schwarze Masse wurde mit Wasser bis zum Verschwinden der sauren Reaction in letzterem ausgewaschen und mit 10%iger Sodalösung bearbeitet; die Lösung wurde filtrirt und mit HCl gefällt, der Niederschlag mit Wasser bis zum Verschwinden der Reaction auf Cl ausgewaschen und abgedampft. Die Kultur wurde als Sodalösung, d. h. als Natriumhumat aufgestellt; da N in derselben fehlt, so wurde nur ein Versuch unter Hinzufügung von $(NH_4)_2SO_4$ ausgeführt.

I.

100 ccm Wasser,
0,5 g Huminsäure,
0,5 g $(NH_4)_2SO_4$,
0,2 g KH_2PO_4,
0,2 g $MgSO_4$,

Es wurden zwei identische Kulturen vorgenommen.

6. Natriumulmat (Sodalösung von Ulminsäure von Merck).

I.	II.
200 ccm Wasser,	200 ccm Wasser,
3 g Ulminsäure,	3 g Ulminsäure,
0,4 g KH_2PO_4,	0,4 g KH_2PO_4,
0,4 g $MgSO_4$,	0,4 g $MgSO_4$,
4 g Rohrzucker,	1 g $(NH_4)_2SO_4$ und

7. Controlle.

I	II	III
200 ccm Wasser,	200 ccm Wasser,	200 ccm Wasser,
4 g Zucker,	1 g $(NH_4)_2SO_2$,	4 g Zucker,
0,0 g KH_2PO_4,	0,3 g KH_2PO_4,	1 g $(OH_4)_2SO_4$,
0,4 g $MgSO_4$,	0,4 g $MgSO_4$,	0,4 g KH_2PO_4,
		0,4 g $MgSO_4$.

Die Resultate dieser Kulturen stellen sich folgendermassen dar:

Versuch XVI.

	Arten der Huminsubstanzen	Gewicht der trockenen Mycelsubstanz in g		
		I	II	III
1	Freie Huminsäure als Niederschlag	0,0124	—	—
2	Natriumhumat	0,0652	—	—
3	Ammoniumhumat, saures . . .	1,3257	—	—
4	Ammoniumhumat, alkalisches . .	0,7398	—	—
5	Künstliche Huminsäure . . .	—	—	—
6	Natriumulmat	0,0431	—	—
7	Controle	0,0088	—	0,8159

Die Kultur auf Calciumhumat wurde nicht gewogen, da letzteres nicht abgewaschen werden kann, doch war dem Aussehen nach die Entwicklung auf demselben derjenigen auf der freien Huminsäure analog. Dann wurden noch folgende Versuche veranstaltet.

1. Das Humin, welches bei der Darstellung der Huminsäure aus Zucker nach der Auflösung der Huminsäure in Soda zurückgeblieben war, wurde mit Wasser rein ausgewaschen, in eine Petri'sche Schale gebracht, mit 0,5 %iger Lösung von $(NH_4)_2SO_4$, welche ausserdem 0,2 % KH_2PO_4 und 0,2 % $MgSO_4$ enthielt, befeuchtet und in die feuchte Kammer gestellt.

Dasselbe wurde mit Penicillium und Bodenextract inficirt. Im Laufe von 3 Monaten waren nicht die geringsten Anzeichen von Wachsthum wahrzunehmen.

2. Das nach der Bearbeitung von Holzmoder mit Säure und darnach mit Soda zurückgebliebene, gut ausgewaschene schwarze Pulver wurde, ebenso wie das künstliche Humin, aufgestellt. Nach 3 Monaten noch steril. Aus diesen Versuchen können folgende Schlüsse gezogen werden:

1. Als Kohlenstoffquelle für Penicillum kann keine der untersuchten Arten von Huminsubstanzen dienen.

2. Als Stickstoffquelle scheinen die löslichen Salze der Huminsäure besser als die unlöslichen oder die freie Huminsäure ausgenutzt werden zu können.

3. Ammoniumhumat ist eine sehr gute Stickstoffquelle, wie es scheint sogar eine bessere als $(NH_4)_2SO_4$[1]).

4. Künstliche Huminsäure kann auch nicht als Kohlenstoffquelle dienen, wodurch sie sich der natürlichen nähert.

5. Der in Alkalien unlösliche Theil der Huminsubstanzen (obgleich in meinem Versuch nicht aus dem Boden enthaltener) kann als Kohlenstoffquelle ebenfalls nicht dienen.

Die Vergleichung der Versuche I—X erlaubt uns anzunehmen, dass die Mikroorganismen im Stande sind, die Huminsäure zu zersetzen, da deren Gegenwart die Oxydation derselben unter Entwicklung von CO_2 befördert. Alle Versuche solche Formen zu finden, die sich mehr oder weniger wahrnehmbar auf der Huminsäure zu entwickeln vermöchten, sind wie in Reinitzer's so auch in meinen Experimenten resultatlos geblieben.

V. Die Huminsäure als Stickstoffquelle für Mikroorganismen.

Die Resultate meiner vorhergehenden Versuche und derselben von Reinitzer erlaubten uns den Schluss zu ziehen, dass der Stickstoff der Huminsäure von den Mikroorganismen assimilirt werden kann. Andererseits ist der Stickstoff der Huminsäure durch

1) Die Analyse gab für Ammoniumhumat:
Gesammtstickstoff 7,71—7,69% zur lufttrockenen Sbstz. durchschnittl. 7,699%.
N des Ammoniaks 4,28%,
N des Ammoniaks + N des Amids 4,56%,
also N des Amids 0,28%.

Dojarenko's[1]) Arbeit in mehrere Theile differenzirt worden. Deshalb schien es uns sowohl interessant, wie ausführbar, zu untersuchen, welche Theile des Stickstoffs der Huminsäure von den Pilzen assimilirt werden können, und welche nicht. Zu diesem Zwecke wurden folgende Versuche angestellt.

In 16 grosse (behufs besserer Aëration) Erlenmeyer'sche Kolben trug man je 200 ccm von folgender Lösung ein:

2 % umkrystallisirten Rohrzucker,
0,25 % Huminsäure (mit Soda angefeuchtet),
0,2 % KH_2PO_4,
0,2 % $MgSO_4$.

Die durch die Gegenwart von KH_2PO_4 schwach saure Lösung war durch den mit der Huminsäure eingetragenen Soda neutralisirt, doch nicht vollständig. Von dieser Lösung wurden mit einem Mal 3400 ccm zubereitet, dann unter sorgfältigem Umschütteln zu 200 ccm davon genommen und in je einen Kolben gebracht. Folglich kamen auf 1 Kolben:

4 g Zucker,
0,5 g Huminsäure,
0,4 g KH_2PO_4,
0,4 g MgSO.

Man sterilisirte alle Kolben 30 Minuten lang im Autoclaven bei 120° C., worauf der eine Theil derselben mit *Penicillium glaucum*, der andere nicht inficirt wurde. Die einen wie die andern wurden bei T° = 17—20° C. stehen gelassen. Nach ½ Monat hatte *Penicillium glaucum* seine volle Entwicklung erreicht, worauf der Inhalt der Kolben als Material zu den Analysen diente. Die Kulturen wurden abfiltrirt, das Mycel am Filter von der Huminsäure durch Auswaschen mit 100 ccm 2proc. Soda und destillirtem Wasser vollständig befreit und das Filtrat entweder unmittelbar zur Analyse benutzt, wie z. B. bei der Bestimmung des Ammoniak-Stickstoffs, oder zuerst durch Abdampfen bis zu geringem Volum eingeengt, wie bei der Bestimmung des ganzen N.

Der Inhalt des Gefässes, in dem keine Kulturen vorhanden waren, wurde nach Hinzufügung von 100 ccm 2proc. Sodalösung analysirt. Der sämmtliche N wurde auf gewöhnliche Weise nach Kjeldahl's Methode bestimmt. Die Bestimmung des Ammoniumstickstoffs geschah mittelst Destillation mit Ueberschuss von Magnesia,

1) Berichte des Agronomischen Instituts zu Moskau. 1900. Lief. 4.

wobei die zu analysirende Lösung vorher bis zu annähernd neutraler, schwach saurer Reaction neutralisirt wurde. Der Amidstickstoff, d. h. der N der Amidgruppe, welche das säurige Hydroxyl ersetzt, wurde nach Sachse bestimmt. Man neutralisirte den Kolbeninhalt mit HCl bis zu neutraler oder schwach saurer Reaction, worauf auf je 100 ccm Lösung 6,6 ccm concentrirte HCl eingetragen wurde; dann wurde der Kolbeninhalt 2 Stunden am Rückflusskühler gekocht, mit KOH neutralisirt und mit einem Ueberschuss von Magnesia in titrirte H_2SO_4 übergetrieben. Das Destillat wurde vor dem Titriren nach Dojarenko's[1]) Angaben gekocht, (um CO_2 zu entfernen).

Der N als Amidosäure, d. h. der N der Amidgruppe, welcher das alkoholische Hydroxyl ersetzt, wurde nach Boemer's Verfahren nach vorhergegangener Abtreibung des Amidstickstoffs bestimmt, der Rest bis auf ein kleines Volum eingeengt und in einen kleinen Kolben mit 3 Ableitungsröhren gebracht. Vor dem Versuch wurde durch denselben ein Strom CO_2 so lange geleitet, bis das in einer Hempel'schen Pipette, die mit dem Kolben in Verbindung gebracht war, aufgefangene Gas nach Zuklemmung des sie verbindenden Gummirohrs vollständig absorbirt wurde; die Pipette wurde mit einer gesättigten, mit KOH (etwa 10%) versetzten Lösung von $KMnO_4$ angefüllt. Wenn die Absorption der Gase anfing ohne Rest vor sich zu gehen, wurde in den Kolben durch einen schon früher mit Wasser angefüllten, mit einem Hahn versehenen Trichter eine Lösung aus KNO_2 und später 5 Tropfen verdünnter H_2SO_4 eingeführt (das Rohr des Trichters war unten hakenförmig nach oben gebogen, weil sonst in dasselbe leicht Gasbläschen gelangen und sich in merklicher Menge unter dem Hahn ansammeln). Nach Beendigung der Reaction wurde durch den Kolben wieder ein starker Kohlensäurestrom 20 Minuten lang geleitet; dann wurde derselbe beinahe bis zum Pfropfen mit Wasser angefüllt, 10 Minuten wieder CO_2 durchgeleitet und zuletzt der ganze Kolben und die Verbindungsröhren bis zur Kugel der Pipette mit Wasser anfüllt, worauf nach Zuklemmung des verbindenden Gummirohrs die Pipette von dem Kolben losgelöst wurde. Nach starkem Umschütteln der Pipette leitete man das Gas in den Eudiometer, wo dessen Volum gemessen wurde. Der Eudiometer war in Wasser versenkt, dessen Temperatur notirt wurde. Ausser den Kulturen unterwarf man der Analyse auch die Probe von Huminsäure, welche zu den Kulturen

1) Berichte des Agronomischen Instituts zu Moskau. 1900. Lief. 4.

benutzt worden war. Die Ergebnisse der Analysen sind in folgender Tabelle zusammengestellt (s. Anal. der Tab. C u. D).

Versuch XVII.

	N insgesammt % d. trocknen Substanz	N als Ammon. % d. trocknen Substanz	Amid- u. Ammon. N % d. trocknen Substanz	N als Amide % d. trocknen Substanz	N als Amidos. % d. trocknen Substanz
In der Probe . . .	2,994	0,446	0,387	— 0,059	0,359
In der Controlle . .	3,010	0,458	0,411	— 0,047	0,348
In den Kulturen . .	2,770	0,244	0,186	— 0,058	0,380
Controlle ohne Kultur	0.240	0,214	0,225	—	—

Soweit es erlaubt ist Schlüsse aus so geringfügigen Procentgrössen und deren Schwankungen, welche den zulässigen Fehlern bei der Analyse nahe stehen, zu ziehen, stellen sich die Ergebnisse folgendermassen dar: *Penicillium* assimilirt nur den N des Ammoniums, da der Verlust am allgemeinen N = 0,240 % sich dem Verlust des N des Ammoniums = 0,214 % nähert. Der als Amidosäure vorhandene Stickstoff wird nicht vollständig assimilirt. N des Ammoniums wurde viel gefunden, N des Amids gar nicht, weder in der Probe noch in den Kulturen. Dieser Umstand bedürfte einer Erklärung[1]), welche ich nach Durchsicht meines Verfahrens bei Darstellung der Huminsäure, wie es scheint, auch gefunden habe. Es war anzunehmen, dass die von mir zur Kultur benutzte Probe von Huminsäure vor dem Abdampfen nicht rein genug von der HCl abgewaschen gewesen war, und dass folglich die zurückgebliebene HCl bei dem Abdampfen den N des Amids zerstörte, indem er ihn in Ammoniumstickstoff überführte. Um diese Frage zu beantworten und die Assimilirbarkeit des Amidstickstoffs zu bestimmen, wurden eben solche Kulturen vorgenommen, nur mit dem Unterschiede, dass man sich dazu einer anderen Probe von Huminsäure bediente, von welcher die Salzsäure gut abgewaschen war, und welche im Vacuum über Schwefelsäure getrocknet wurde, so-

1) Dojarenko (Ber. des Agronom. Instituts zu Moskau (1900. 4) hat gefunden in Huminsäure

Aminstickstoff . . .	22—70 %	vom Gesammtstickstoff.
Amidstickstoff . . .	5,5—12 %	„ „
Ammoniakstickstoff . .	0 %	„ „

dass die Procedur des Abdampfens ganz ausgeschlossen war. Das Wachsthum war in diesen Kulturen etwas schwächer als in den vorhergehenden; sie gaben folgende Resultate (s. Anal. d. Tab. E).

Versuch XVIII.

	Ammonium-N % der trocknen Substanz	Amid- und Ammonium-N % der trocknen Substanz	Amid-N % der trocknen Substanz
In der Probe	0,132	0,407	0,275
In der Controlle	0,229	0,370	0,141
In den Kulturen	0,000	0,178	0,178
In der Controlle ohne Kultur	0,229	0,192	— 0,037

Aus dieser Tabelle folgt:

1. Dass der Amidstickstoff der Huminsäure unter dem Einfluss der Sterilisation oder des langen Stehens der Kulturen in Ammoniumstickstoff übergeht, da in den nicht inficirten Controll-Kulturen Vergrösserung des Procentgehalts an Ammoniumstickstoff im Vergleich mit demjenigen der Probe beobachtet wird.

2. Dass der Ammoniumstickstoff von *Penicillium* assimilirt, der Amidstickstoff scheinbar nicht assimilirt wird.

Folglich ist das Resultat aller dieser Versuche, dass *Penicillum glaucum* nur den Ammoniumstickstoff assimiliren kann, der nur in ganz unbedeutender Menge in der Huminsäure enthalten ist. Um die Richtigkeit dieses Schlusses näher zu prüfen, führte ich noch folgenden Versuch (XIX) aus. Die nach dem Abtreiben des Ammoniaks mit Magnesia in den vorhergehenden Versuchen erhaltenen Reste wurden behufs Auflösung des Magnesia mit HCl bearbeitet und bis zum Verschwinden der Reaction auf Cl mit destillirtem Wasser gut ausgewaschen. Auf diese Art wurde eine des Ammoniumstickstoffs beraubte Probe von Huminsäure erhalten; man fügte 2 % Rohrzucker, 0,2 % KH_2PO_4 und 0,2 % $MgSO_4$ hinzu und inficirte sie mit *Penicillium*. Die Kulturen wurden sowohl auf dem Niederschlag freier Huminsäure als auf Natriumhumat (durch Auflösen in Soda erhalten) aufgestellt.

Im Laufe eines Monats entwickelte sich der Pilz weder in dem einen noch in dem andern Falle.

Gleichzeitig wurde Versuch XX mit Huminsäure, die des Amid- sowie des Ammoniumstickstoffs beraubt und auf dieselbe Weise wie

oben aus den Resten nach Bestimmung des Amid- und Ammoniumstickstoffs dargestellt worden war, angestellt.

Der Versuch war dem vorhergehenden analog und gab gleiche Resultate. In Betreff der Einwirkung der Mikroorganismen auf N der Huminsubstanzen ist noch folgende Beobachtung Breal's zu erwähnen:

Aus Bodenproben durch Einwirkung von Soda und Fällen mit Säure erhaltener Humus stellte, nachdem er mit Wasser ausgewaschen war, einen braunen unlöslichen Niederschlag vor; derselbe wurde in Gefässen unter Wasser gelassen und eine kleine Menge Kleeblätteraufguss hinzugefügt. Nach einigen Tagen hatte sich die ganze über dem Niederschlag befindliche farblose Flüssigkeit gebräunt. Breal erklärt diese Erscheinung durch die Einwirkung der Mikroorganismen des Kleeaufgusses auf den N des Humus, von welchem er das Ammonium abspaltet, welches nun auf den Humus lösend wirkt, indem es Ammoniumhumat[1]) bildet. Mit Humus, welcher auf analoge Weise erhalten worden war, wurden noch folgende Versuche aufgestellt:

In sterilisirte Probirröhrchen wurde in das erste: Humus mit sterilisirtem Wasser, in das zweite: Humus mit Wasser und einem Stückchen eines Blattes aus dem Aufguss, in das dritte: Wasser mit einem ebenso grossen Blatt-Stückchen aus dem Aufguss gebracht. Nach 3 Tagen wurde der Inhalt aller drei Röhrchen mit Magnesia destillirt. Es erwies sich, dass das zweite Röhrchen mit dem Humus und dem Blattstückchen aus dem Aufguss immer mehr NH_3 enthielt, als die zwei anderen[2]).

Behufs näherer Prüfung dieser Beobachtung veranstaltete ich folgenden Versuch (XXI).

Kleeblätter und -blattstiele wurden mit der Scheere kleingeschnitten, mit Wasser im Mörser verrieben und der erhaltene Brei zum Theil unmittelbar in einen Cylinder gebracht und mit Wasser verdünnt, zum Theil filtrirt, mit Wasser ausgewaschen und das Filtrat in einen Cylinder gegossen. Beide Cylinder wurden an einen warmen Ort gestellt (in einen Thermostat bei 30° C.).

Nach 6–8 Tagen hatte sich der Inhalt der Cylinder gebräunt und alkalische Reaction gewonnen. Aus beiden Cylindern nahm man ein gleiches Volum Flüssigkeit und vermischte sie in einem

---

1) Annales Agron. 22. 1896. 371.

2) Annales Agron. 23. 1897. 362.

kleinen Kolben; dieses Gemisch war es, welches zum Inficiren diente. Da die von mir als Niederschlag erhaltene Huminsäure nach dem Auswaschen aufhörte abzustehen und sich über dem Niederschlag eine Schicht durchsichtiger farbloser Flüssigkeit nicht bildete, so musste ich, um Breal's erste Versuche zu wiederholen, das in Wasser sehr wenig lösliche Pulver trockner Huminsäure benutzen. Man trug die Huminsäure 1. in 4 kleine Kolben mit Wasser ein, wobei in 2 derselben 1—2 Tropfen Aufguss zugegeben wurden, 2. in zwei kleine Cylinder, die voll Wasser aber offen waren, und von denen einer mit Aufguss inficirt wurde, 3. in 2 mit Wasser angefüllte und mit angeschliffenen Stöpseln geschlossene Cylinder, wobei einer davon mit Aufguss inficirt wurde.

Die ersten 2—3 Tage nach der Infection konnte eine etwas dunklere Färbung des Wassers in den inficirten Gefässen beobachtet werden, dann aber verschwand der Unterschied rasch, und färbte sich das Wasser auch in den nicht inficirten Gefässen etwas dunkler.

Zur quantitativen Bestimmung der Ammoniakbildung wurden die folgenden (XXII und XXIII) Versuche ausgeführt.

I.

300 ccm gefällte Huminsäure, gut umgeschüttelt,
1,7077 g trockne Huminsäure enthaltend,
5 ccm frischen Kleeaufguss.

II.

300 ccm gefällte Huminsäure,
1,7077 g trockne Huminsäure enthaltend,

III.

300 ccm destillirtes Wasser,
5 ccm frischen Kleeaufguss.

IV.

222 ccm gefällte Huminsäure,
0,9544 g trockne Huminsäure enthaltend,
5 ccm alten Bodenaufguss.

V.

222 ccm destillirtes Wasser,
5 ccm Bodenaufguss.

Die Kolben mit der Huminsäure und dem Wasser wurden 30 Minuten lang im Autoclav bei 120° C. sterilisirt, und erst, nachdem sie abgekühlt waren, trug man den Aufguss ein; der Kolben IV wurde mit dem Aufguss von denselben Bodenarten wie in Versuch I inficirt, aber nachdem er in den Kolben lange gestanden hatte.

Zu den Kulturen wurden Erlenmeyer'sche Kolben genommen, und nach Beendigung des Versuchs, 10 Tage später, schüttete man unmittelbar Magnesia hinein und destillirte den Ammoniak ab. Dabei wurden folgende Resultate erhalten:

Versuch XXII (s. Anal. auf beigef. Tabelle E).

Kolben	I	II	III	I—III	IV	V	IV—V
Ammoniumstickstoff mg	3,063	1,333	0,780	2,283	2,920	0,298	2,622
Ammoniumstickstoff-Procent zur lufttrockn. Substanz	0,179	0,078	0,046	0,134	0,231	0,024	0,207

Alsdann wurden noch 3 Kolben aufgestellt mit dem Unterschiede, dass sie garnicht sterilisirt worden waren.

I.

1 g noch feuchter Huminsäure, im Vacuum über Schwefelsäure getrocknet und 0,4772 g trockener Huminsäure entsprechend,
200 ccm Wasser,
5 ccm alten Kleeaufgusses.

II.

1 g Huminsäure, 0,4772 g trockener Huminsäure entsprechend,
200 ccm Wasser.

III.

200 g Wasser,
5 g alten Kleeaufgusses.

Die Resultate waren wie folgt:

Versuch XXIII (s. Anal. Tab. E).

Kolben	I	II	III	I—III
Ammoniak-N mg	0,993	0,596	0,454	0,539
Ammoniak-N-Proc. d. trockn. Substanz	0,208	0,125	0,095	0,113

Aus allen diesen Versuchen kann man den Schluss ziehen, dass, wenn unter dem Einfluss der Mikroorganismen des Kleeaufgusses Abspaltung des Ammoniumstickstoffes von dem Gesammtstickstoff auch stattfindet, es nur in sehr unbedeutendem Maasse geschieht, und dass in dieser Richtung auch andere Mikroorganismen, z. B. diejenigen des Bodenextractes, wirksam sind.

Resüme.

Indem wir alles oben Gesagte resümiren, gelangen wir zu folgenden Schlüssen:

1. Eine unmittelbare Assimilation der Huminsubstanzen durch die Wurzeln der höheren Pflanzen kann nicht als bewiesen angesehen werden, doch lassen Thatsachen, die in der Literatur vorhanden sind, die Annahme einer solchen mehr oder weniger wahrscheinlich erscheinen.

2. Die Spaltung der Huminsäure in einfachere Verbindungen muss die Assimilation der in denselben enthaltenen Nährstoffe seitens der höheren Pflanzen stark befördern.

3. In Gegenwart von Sauerstoff der Luft und von Mikroorganismen des Bodens zersetzt sich bei 20° C. aufgelöstes Ammoniumhumat[1]) ziemlich energisch unter Bildung von CO_2.

Ist kein Sauerstoff vorhanden, so bildet sich keine CO_2.

4. In Abwesenheit von Mikroorganismen unter dem alleinigen Einfluss physikalisch-chemischer Agentien: Wärme, Licht, Sauerstoff der Luft und Feuchtigkeit, findet Zersetzung der Huminsäure und ihrer Salze unter Bildung von CO_2 ebenfalls statt, wobei

a) diese Zersetzung in Abwesenheit des Sauerstoffs der Luft nicht stattfindet, woraus man schliessen darf, dass CO_2 sich mittelst Oxydation des Kohlenstoffs der Huminsäure durch den Sauerstoff der Luft und nicht durch innere Zersetzung der Huminsäure bildet;

b) Oxydation sowohl bei niedrigen Temperaturen (20° C.) als auch bei hohen (80°, 100° C.) vor sich geht und mit dem Steigen der Temperatur lebhafter wird;

c) bei hohen Temperaturen Huminsäure sich sowohl in trockenem als in feuchtem Zustande oxydirt, und mit dem Steigen des Feuchtigkeitsgrades (ob es für diese Erscheinung eine Grenze giebt und worin sie besteht, ist noch nicht erforscht) die Oxydation zunimmt; die Huminsäure bei 60°, 100° C. bis zum constanten Gewicht „ausgetrocknet“ werden, das hygroskopische Wasser bei einem derartigen einfachen Trocknen aber nicht bestimmt werden kann;

d) das Licht die Oxydation der Huminsäure befördert.

5. Die Huminsäure enthält einen leichter und einen schwerer oxydirbaren Theil, mit anderen Worten: die Oxydation der Huminsäure geht mit der Zeit langsamer vor sich, und es wird als Resultat ein schwer oxydirbarer Rest erhalten.

1) Die Huminsäure wurde aus humushaltiger Erde (Tschernosiom) aus dem Gouv. Tula durch Auflösen letzterer in Soda, Filtriren des erhaltenen Extracts durch poröse Filter und nachherigem Fällen mit Salzsäure dargestellt.

6. Die Gegenwart von Mikroorganismen des Bodens steigert bei sonst gleichen Umständen (20°) die Kohlensäurebildung ungefähr um das doppelte, folglich besitzen die Mikroorganismen die Fähigkeit, die Huminsäure unter Bildung von CO_2 zu zersetzen.

7. Versuche mit 30 Formen von Bodenbakterien, die aus verschiedenen Bodenarten auf verschiedene Weise erhalten worden waren, und mit 4 Schimmelpilzen haben übereinstimmend gezeigt, dass Huminsäure für dieselben als Quelle von Kohlenstoff und Stickstoff zugleich und von Kohlenstoff allein nicht dienen, aber in Gegenwart irgend einer anderen Kohlenstoffquelle, z. B. Rohrzucker, eine Stickstoffquelle für diese Organismen sein kann.

8. Bei der weiteren analytischen Bearbeitung des vorhergehenden Schlusses, in Betreff der Assimilirbarkeit des Stickstoffs der Huminsäure, wurde ein Fehler in der Darstellungsmethode des Materials gefunden, welche die Zusammensetzung des stickstoffhaltigen Theils der Huminsäure im Sinne einer Erhöhung von dessen Assimilirbarkeit veränderte. Versuche, die von diesem Fehler frei waren, zeigten, dass:

a) der Ammoniumstickstoff der Huminsäure, welcher nur in unbedeutender Menge vorhanden ist, von *Penicillium* unbedingt assimilirt wird;
b) in Betreff des Amidstickstoffes die Zahlengrössen der Analysen darauf hinweisen, dass er nicht assimilirt wird, wobei ich aber nicht wage, auf Grund derselben einen endgültigen Schluss zu ziehen, da dieselben nicht zahlreich genug sind;
c) der amidsaure Stickstoff von *Penicillium* nicht assimilirt wird;
d) der übrige, nicht untersuchte, Theil des Stickstoffes gleichfalls nicht assimilirt wird.

9. Unter allen Verbindungen der Huminsäure:

a) freie gefällte Huminsäure,
b) Ammoniumhumat,
c) Natriumhumat,
d) Calciumhumat,

kann für *Penicillium* keine als Kohlenstoffquelle dienen.

10. Die künstliche, aus Zucker erhaltene Huminsäure kann für *Penicillium* als Kohlenstoffquelle gleichfalls nicht dienen.

Analytische Beilage.

Tabelle A.

Bestimmung der CO_2.

Versuch I				Versuch X			
Tage	Titer des $Ba(OH)_2$ in 1 ccm mg	Neutralisirt $Ba(HO)_2$ ccm	CO_2 mg	Tage	Titer des $Ba(OH)_2$ in 1 ccm mg	Neutralisirt $Ba(OH)_2$ ccm	CO_2 mg
1				1	11,176	2,48	7,14
2	8,554	16,98	37,42	2	—	2,48	7,14
3				3	—	2,79	8,03
4	11,176	6,81	19,64	4	—	2,79	8,03
5	—	5,88	16,95	5	—	2,79	8,03
6	—	5,88	16,95	6	—	4,02	11,61
7	—	5,57	16,06	7	—	3,41	9,82
8	—	5,88	16,95	8	—	2,32	6,69
9	—	4,95	14,27	9	—	5,26	15,18
10	—	5,11	14,73	10	—	4,95	14,27
11	—	4,33	12,50	11	—	6,50	18,75
12	—	5,26	15,18	12	—	6,19	17,85
13	—	4,95	14,27	13	—	6,50	18,75
14	—	4,02	11,61	14	—	4,64	13,39
15	—	3,10	8,93	15	11,072	7,34	20,97
16	—	2,48	7,14	16	—	7,34	20,97
17	—	2,48	7,14	17	—	6,25	17,85
18	11,072	2,65	7,58	16	—	5,62	16,06
19	—	2,65	7,58	19	—	4,37	12,49
20	—	5,00	14,28	20	—	4,69	13,38
21	—	3,98	11,37	21	—	4,69	13,38
22	—	3,98	11,37	22	—	5,94	16,95
23	—	3,12	8,92	23	—	6,25	17,85
24	—	3,12	8,92	24			
25	—	1,87	5,35	25	—	10,31	29,45
26	—	2,50	7,14	26			
27							
28	—	6,25	17,85				
29							
29—40	11,008	9,75	27,67	26—36	11,003	2,51	7,14
40—46	—	5,97	16,96	36—42	—	5,66	16,06

Tabelle B.

Bestimmung der CO_2.

Versuche	Zeit	Titer des $Ba(OH)_2$ in 1 ccm mg	Neutralisirt $Ba(OH)_2$ ccm	CO_2 mg
II. Wasserstoff	24	11,072	0,31	0,89
"	24	—	0,08	0,22
"	24	—	0,39	1,11
"	10	11,003	0,94	2,68
Luft	24	—	2,51	7,14
"	24	—	3,77	10,71
"	48	—	5,58	15,84
XI. Wasserstoff	24	11,072	0,23	0,67
"	24	—	0,19	0,56
"	24	—	0,31	0,89
"	10	11,003	0,94	2,68
Luft	24	—	0,94	2,68
"	24	—	2,20	6,25
"	48	—	2,91	8,26
IX. Luft	6	11,003	29,24	83,00
"	3	—	11,63	33,02
Wasserstoff	1/2	—	3,77	10,71
"	2	—	5,66	16,06
"	3	—	5,03	14,28
"	3	—	1,89	5,35
"	3	—	0,63	1,78
"	3	—	0,16	0,45
Luft	9	—	5,66	16,06
"	18	—	5,03	14,28
"	6	10,968	18,94	50,95

Versuche	Zeit	Titer des $Ba(OH)_2$ in 1 ccm mg	Neutralisirt $Ba(OH)_2$ ccm	CO_2 mg
VII. Luft	24	11,176	3,33	9,60
"	48	—	2,79	8,03
"	72	—	3,71	10,71
"	6	11,072	4,69	13,38
VIII. Luft	6	11,072	18,74	53,54
"	6	—	9,06	25,88
"	6	—	6,25	17,85
"	6	—	5,00	14,28
"	6	11,003	4,72	13,39
"	6	—	3,14	8,92
"	6	—	25,78	73,19
III. Nach der Sterilisat.		11,176	5,57	16,07
im Licht	4	—	7,74	22,32
im Dunkeln	4	—	14,24	41,06
IIIbis bei 60°C.	4	—	17,65	50,88
" " "	2	11,072	10,00	28,55
IV. Kolben N_1	10	11,003	7,23	20,53
" N_2	10	—	8,80	24,99
" N_1	3	—	5,34	15,17
" N_2	3	—	2,83	8,03
" N_1	10	—	5,66	16,06
" N_2	10	—	0,63	1,785
" N_1	10	10,968	5,68	15,29
" N_2	10	—	1,89	5,09

Tabelle C.

Bestimmung des N.

Versuch XVII	Gewicht der Huminsäure	8,1% Feuchtigkeit, folglich Gewicht d. trockn Substaz	Neutralisirt H_2SO_4	1 ccm H_2SO_4 entspricht N	A ccm H_2SO_4 entspricht N	% N der lufttrocknen Substanz	Berichtigungen nach der Controlle	% der trocknen Substanz	Durchschnitt % der trocknen Substanz
	g	g	A ccm	g	g				
Ammonium-N									
1. In d. Probe a)	0,6140	0,5643	1,84	1,418	2,609	0,425	—	0,462	0,446
„ „ „ b)	0,4986	0,4582	1,39	—	1,971	0,395	—	0,430	
2. I. d. Controll. a)	0,5000	0,4595	1,54	—	2,184	0,437	—	0,475	0,458
„ „ „ b)	0,5000	0,4595	1,43	—	2,028	0,4055	—	0,441	
3. In d. Kultur. a)	0,5000	0,4595	0,66	—	0,936	0,187	—	0,204	0,244
„ „ „ b)	0,5000	0,4595	0,92	—	1,305	0,261	—	0,284	
Amid- und Ammonium-N									
1. In d. Probe a)	1,0090	0,9273	2,56	1,418	3,630	0,360	—	0,391	0,387
„ „ „ b)	0,9857	0,9059	2,45	—	3,474	0,3525	—	0,383	
2. I. d. Controll. a)	0,5000	0,4595	1,38	—	1,886	0,377	—	0,410	0,411
„ „ „ b)	0,5000	0,4595	1,34	—	1,900	0,380	—	0,413	
3. In d. Kultur. a)	0,5000	0,4595	0,51	—	0,723	0,145	—	0,157	0,186
„ „ „ b)	0,5000	0,4595	0,70	—	0,993	0,198	—	0,216	
Allgemeiner N									
1. In d. Probe a)	0,4562	0,4192	9,43	1,418	13,372	2,931	2,707	2,946	2,994
„ „ „ b)	0,5336	0,4904	11,24	—	15,938	2,987	2,796	3,042	
2. I. d. Controll. a)	0,5000	0,4595	10,40	—	14,747	2,949	2,709	2,948	3,010
„ „ „ b)	0,5000	0,4595	10,80	—	15,314	3,063	2,823	3,072	
3. In d. Kultur. a)	0,5000	0,4595	9,75	—	13,825	2,765	2,525	2,747	2,770
„ „ „ b)	0,5000	0,4595	9,90	—	14,038	2,808	2,567	2,793	
Controlle nach Kjeldohl	—	—	0,72	1,418	1,021	—	—	—	

Tabelle D.

Bestimmung des amidsauren N

Versuch XVII	Gewicht der Huminsäure g	8,1 % Feuchtigkeit folglich Gewicht der trocknen Substanz g	B. mm	T. °C.	Ausgeschied. N. ccm	Quantität d. N. des Gewicht der Substanzen entsprechend ccm	mg	% N der lufttrocknen Substanz	% N der trocknen Substanz	Durchschnitt % N der trocknen Substanz
Amidsaurer N										
1. In d. Probe a)	0,7626	0,7008	741,5	21	4,8	2,4	2,666	0,350	0,380	0,359
„ „ „ b)	1,0352	0,9513	741,5	21	5,8	2,9	3,221	0,311	0,338	
2. In d. Control. a)	0,5000	0,4595	742	22	2,6	1,3	1,437	0,287	0,312	0,348
„ „ „ b)	0,5000	0,4595	742	22	3,2	1,6	1,768	0,354	0,385	
3. In d. Kultur. a)	0,5000	0,4595	748	22	3,0	1,5	1,672	0,334	0,363	0,380
„ „ „ b)	0,5000	0,4595	742	22	3,3	1,65	1,824	0,365	0,397	

Tabelle E.

Bestimmung des N.

Versuche	Gewicht der trocknen Huminsäure g	Neutralisirt H_2SO_4 A ccm	1 ccm H_2SO_4 entspricht N mg	A ccm H_2SO_4 entspricht N mg	% N der trocknen Substanz	Durchschnitt % N der trocknen Substanz
XVIII. Ammonium-N						
1. In der Probe a)	0,4224	0,42	1,418	0,596	0,141	0,132
„ „ „ b)	0,6321	0,62	—	0,879	0,123**	
2. In der Controlle	0,4772	0,77	—	1,092	0,229	0,229
3. In den Kulturen	0,4772	— 0,15	—	0,000	0,000	0,000
XVIII. Amid- und Ammonium-N						
1. In der Probe	0,4775	1,39	1,418	1,971	0,413*	0,407*
2. In der Controlle	0,4772	1,23	—	1,744	0,370	0,370
3. In den Kulturen	0,4772	0,60	—	0,851	0,178	0,178
In der Probe:						
Amid-N nach d. Abtreiben d. NH_3	0,4222	0,83	1,418	1,177	0,279**	—
mit NH_3 derselben Analyse	—	—	—	—	0,402*	—

(Fortsetzung von Tabelle E.)

Versuche	Gewicht der trocknen Huminsäure g	Neutralisirt H_2SO_4 A ccm	1 ccm H_2SO_4 entspricht N mg	a ccm H_2SO_4 entspricht N mg	% N der trocknen Substanz	Durchschnitt % N der trocknen Substanz
XXII. Ammonium-N in Kolben I	1,7077	2,16	1,418	3,063	0,179	0,179
„ „ „ II	1,7077	0,94	—	1,333	0,078	0,078
„ „ „ III	—	0,55	—	0,780	—	—
„ „ „ IV	0,9544	2,06	—	2,920	0,231	0,231
„ „ „ V	—	0,21	—	0,298	—	—
XXIII. Ammonium-N in Kolben I	0,4772	0,70	1,418	0,993	0,208	0,208
„ „ „ II	0,4772	0,42	—	0,596	0,125	0,125
„ „ „ III	—	0,32	—	0,454	—	—

Winkler's Einwände gegen die mechanische Theorie der Blattstellungen.

Von

B. Leisering.

Mit Tafel VII und VIII.

Seit dem Erscheinen der Schwendener'schen „Mechanischen Theorie der Blattstellungen" im Jahre 1878 haben sich im Laufe der Jahre eine recht beträchtliche Reihe von Autoren in ihren Veröffentlichungen gegen dieselbe erklärt. Dabei ist wahrzunehmen, dass die weitaus grösste Zahl der diesen Gegenstand berührenden Arbeiten sich nicht gegen die vom Verfasser der Theorie stets als Haupttheil bezeichnete Lehre von dem Erreichen des Grenzwerthes mittels Dachstuhlverschiebungen und Kleinerwerden der Organe richtet, sondern gegen denjenigen Abschnitt des genannten Werkes, der sich mit der Anlage der jüngsten Organe, ihrem Anschluss an das System der älteren beschäftigt. Wenn wir aber die Reihe der diesbezüglichen Mittheilungen und Bemerkungen, die man in, soweit mir bekannt, gründlichster Vollständigkeit in der Arbeit von Winkler (I) zusammengestellt findet, sichten, so kann es Niemandem entgehen, dass es sich in den allermeisten Fällen um nichts mehr handelt, als um Gelegenheitsbeobachtungen, dass die auf die Blattstellungen bezüglichen Untersuchungen in den betreffenden Arbeiten neben dem eigentlichen Hauptzweck der Arbeit einhergingen, und dass der „Mangel an Contact", um den es sich immer handelt, als erwünschtes Nebenresultat constatirt und verkündet wurde. Gegen ein derartiges Nebenherconstatiren wäre ja an sich nichts einzuwenden, und es wäre gewiss verfehlt, stets Nebenresultate, die in wissenschaftlichen Abhandlungen erzielt

Die römischen Ziffern hinter den Autorennamen beziehen sich auf das Literaturverzeichniss am Schluss der Arbeit.

werden, nur deshalb, weil es Nebenresultate sind, anzuzweifeln, aber bei der Subtilität der nöthigen Untersuchungen und der Schwierigkeit der ganzen Frage wird ein derartiger Zweifel in unserem Falle immerhin nicht so ganz unberechtigt sein, da, wie Schwendener in mehrfachen Erwiderungen in präciser Weise auseinander setzte, selbst geübte Mikroskopiker sich offenbarer Täuschung in diesem Punkte hingegeben haben. Und um eine so festgegründete Theorie wie die Schwendener'sche zu stürzen, dazu gehört denn doch mehr als lediglich eine Anzahl von Gelegenheitsbeobachtungen.

In diesem Jahre nun ist aber zum ersten Male eine grosse Arbeit erschienen, die sich lediglich mit Blattstellungsfragen beschäftigt und zwar speciell mit der Anschlusstheorie. Hans Winkler hat in den „Jahrb. f. wiss. Botan., 1901" den ersten, 73 Seiten starken Theil seiner „Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen" veröffentlicht, in dem er eine ausführliche, auf zahlreiche eigene Untersuchungen gestützte Kritik an den verschiedenen Blattstellungstheorien übt, namentlich an der Schwendener'schen und der mit dieser aufs innigste zusammenhängenden „Drucktheorie" von Weisse und Schumann. Diese Kritik fällt nun für die mechanische Theorie sehr ungünstig aus. Die Schwendener'sche Lehre empfängt am Ende ihrer Besprechung folgendes Urtheil (p. 42): „Den Versuch Schwendener's aber, aus dem Principe des unmittelbaren Anschlusses und der Grösse der Anlagen zu erklären, warum sich die Organe am Scheitel so aneinander reihen, dass sich jene geometrischen Beziehungen ergeben müssen, diesen Versuch mussten wir als nicht gelungen bezeichnen". Und von der „Drucktheorie" heisst es p. 66: „Die Grundlagen, auf denen sich die Drucktheorie aufbaut, haben sich damit als unrichtig herausgestellt. Auch die theoretischen Vorstellungen von Schumann und Weisse vermögen uns keine befriedigende Aufklärung darüber zu geben, welche Ursachen die Entstehungsorte der Neubildungen am Scheitel bedingen". Auf die Beweise für diese Behauptungen werden wir im Verlauf unserer Abhandlung im einzelnen zu sprechen kommen.

Schwendener hat auf diese Ablehnung seiner Theorie bereits erwidert (V). In einer kurzen Mittheilung „Zur Theorie der Blattstellungen" weist er die Einwände, die Winkler ihm macht, in zum Theil scharfen Worten zurück. Die Beobachtungen und Zeichnungen, die nach Winkler's Meinung einen Mangel an

Contact beweisen sollen, sind für Schwendener unrichtig oder nicht beweiskräftig, eine Behauptung, die er durch die Veröffentlichung einer Zeichnung bekräftigt, die im Gegensatz zu Winkler's Angaben deutlichen Contact bei einer der Species demonstrirt, für die Winkler denselben stricte leugnet. Einige andere Einwände des Opponenten beruhen nach Schwendener auf Missverständnissen, so die Behauptung Winkler's, „dass die Schwendener-sche Abortustheorie mit den Principien der mechanischen Theorie unvereinbar ist", und namentlich seine Ansichten und Aeusserungen über die relative Grösse der Anlagen, die Schwendener veranlassen, seinem Gegner „ein recht mangelhaftes Studium" der „Mechanischen Theorie der Blattstellungen" vorzuwerfen. Schwendener betont nachdrücklich, dass die Einwände Winkler's auf den eigentlichen Hauptgedanken, die Erklärung des Grenzwerthes aus mechanischen Principien, die Verschiebungen und alles, was damit zusammenhängt, gar nicht eingehen, sondern nur nebensächliche Dinge, zum Theil auch Ausnahmen, die gar nicht in den Rahmen der Theorie gehörten, zum Gegenstande hätten. Die zum mindesten unnöthige und recht unvorsichtige Bemerkung Winkler's, die Schumann'schen Einwände gegen die Theorie der Verschiebungen erschienen ihm „ganz einwandfrei", erfährt eine herbe Zurückweisung. Auf eine Nachuntersuchung der Befunde Winkler's verzichtet Schwendener ausdrücklich, da er dieselben für „ganz unzureichende Gelegenheitsbeobachtungen" hält, deren Nachprüfung zwecklos sei.

Auf diese Aeusserung Schwendener's hat Winkler mit der Antwort nicht lange auf sich warten lassen, indem er in einer kurzen Entgegnung in der „Botanischen Zeitung" (II) die Vorwürfe Schwendener's in Betreff seines „recht mangelhaften Studiums der »Blattstellungen«" und seiner „Unkenntniss" in nicht minder scharfer Weise energisch abweist. Nach seiner Ansicht beschäftigt sich Schwendener's Erwiderung fast gar nicht mit den Dingen, auf die es ankäme, und mit dem grossen Thatsachenmaterial, welches er zur Vernichtung der mechanischen Theorie angeführt habe; und das einzige Thatsächliche, was Schwendener vorbringe, die oben erwähnte Zeichnung von *Linaria purpurea*, könne nur auf einem Irrthum in der Species beruhen, da er gerade von dieser Pflanze „Hunderte von Scheiteln" präparirt und nie ein Bild gesehen habe, welches dem von Schwendener gegebenen entspräche. Ein näheres Eingehen auf

dessen Rechtfertigung verspare er sich auf den zweiten Theil seiner Arbeit.

Dies etwa wäre der Stand der Angelegenheit. Nun ist nicht zu verkennen, dass die Arbeit von Winkler sehr elegant geschrieben ist und gewiss auf manchen Leser überzeugend gewirkt haben wird; sie zeichnet sich durch gewandte Darstellung, logischen Gedankengang und scheinbar plausible und einwandfreie Schlussfolgerung aus. Da der Verfasser überdies seine Schlussfolgerungen auf ein nicht unbeträchtliches Material von eigenen Untersuchungen, allerdings mit sehr umfangreicher Benutzung der Litteratur, aufbaut, so wird bei diesem Streit der Meinungen, in welchem der Angegriffene sich darauf beschränkt, die theoretischen Mängel in der Beweisführung des Gegners an einigen ausgewählten schwachen Punkten aufzudecken und seine Beobachtungen als unrichtig und nicht stichhaltig hinzustellen, ohne auch nur den Versuch zu unternehmen, diese in umfangreichen Untersuchungen zu widerlegen, gewiss bei manchem unbefangenen Leser bei der Beurtheilung das Zünglein der Wage zu Gunsten des Angreifers ausschlagen, der auf sein Thatsachenmaterial pocht.

Dieses Gefühl der Unsicherheit und das Bedürfniss, mich selbst davon zu überzeugen, wie weit die so schwerwiegend erscheinenden Einwürfe Winkler's gerechtfertigt seien, und ob Schwendener mit Recht seinem Gegner Unrichtigkeit und falsche Auslegung der Beobachtungen vorwerfe, veranlassten mich, bald nach dem Erscheinen der Winkler'schen Arbeit, eine Nachprüfung der Thatsachen, die dieser vorführt, auszuführen. Diese Untersuchungen haben mich in diesem Sommer zugleich mit Beobachtungen an *Helianthus*-Köpfen, über die an anderer Stelle[1]) berichtet werden wird, intensiv beschäftigt, und da sie noch vor Eintritt des Winters zu dem gewünschten Abschluss gebracht werden konnten, so sehe ich keinen Grund ein, auf den zweiten Theil der Arbeit von Winkler länger zu warten, zumal da dieser in seiner letzten Erwiderung davon spricht, dass das Erscheinen dieses zweiten Theiles sich noch einige Zeit hinauszögern werde. Nach den von Winkler im ersten Theil mitgetheilten Absichten wird der Schluss seiner Arbeit sich auch mit der mechanischen Theorie, d. h. mit deren sachlicher Widerlegung, kaum noch beschäftigen, sondern über eigene Versuche zur Erklärung der Blattstellungen berichten und die Resultate experimenteller Beobachtungen über Beeinflussung der Blattstellung durch Ernährungsverhältnisse,

1) Flora, Bd. 90 (1902), Heft 3. Die Verschiebungen an *Helianthus*-Köpfen im Verlaufe ihrer Entwickelung vom Aufblühen bis zur Reife.

Beleuchtung u. s. w. bringen. An den im ersten Theil aufgestellten Behauptungen dürfte der Verfasser dagegen festhalten und höchstens allgemein auf die Einwendungen Schwendener's eingehen.

Die Fragestellung ergiebt sich nach der Darlegung der Sachlage von selbst. Es handelt sich darum, zu prüfen, ob die Verwerfung der mechanischen Contact- und Drucktheorie seitens Winkler's berechtigt ist, und wir werden dazu vor allen Dingen seine wichtigsten Untersuchungen nachzuprüfen haben, auf die er immer wieder zurückkommt, und auf die er die Mehrzahl seiner Schlussfolgerungen stützt, nämlich die Fälle, in denen er Mangel an Contact und in Folge dessen Mangel an Druck gefunden zu haben behauptet; dann aber werden wir nicht umhin können, auch seine übrigen Beweise und Schlussfolgerungen, die über die Grösse der Anlagen und die Raumverhältnisse handeln, einer umfassenden Besprechung und Nachprüfung zu unterwerfen, um dem Einwand von vornherein die Spitze abzubrechen, als griffen wir bequemer Weise einige beliebige Punkte heraus und würdigten andere, womöglich wichtigere, keiner Berücksichtigung.

In der Disponirung, der Reihenfolge der Besprechung, werde ich allerdings von der bei Winkler innegehaltenen nicht unwesentlich abweichen, insofern als ich nicht die Schwendener'sche Theorie und die „Drucktheorie" gesondert betrachten werde. Schwendener hat bereits in seiner Erwiderung darauf hingewiesen, dass auch er vielfach Drucke annimmt; es ist daher m. E. die von Winkler durchgeführte Trennung dieser beiden Theorien eine künstliche, was sich auch öfter in seiner Arbeit bemerkbar macht, indem er sich mehrfach genöthigt sieht, dieselben Dinge an zwei verschiedenen Stellen aus ungefähr denselben Gesichtspunkten zu besprechen. Ich meine vielmehr, dass die Frage nach dem Contact mit derjenigen nach einem vorhandenen Druck eng zusammenhängt, und dass andererseits nach Schwendener's Ansicht die Grösse der Anlagen mit den Raumverhältnissen zusammen die Stellungen bedingt. Im ersten Theil gedenke ich demnach die Einwände Winkler's gegen die Contact- und Drucktheorie zu besprechen, im zweiten diejenigen gegen die Bedeutung der relativen Grösse der Organe und der Raumverhältnisse für das Zustandekommen bestimmter Stellungen und Stellungsänderungen.

Daraus, dass ich mich an Winkler's eigenstes Beobachtungsmaterial halte, folgt natürlich, dass auch ich mich auf die vegetative Region beschränke und auf die Verhältnisse bei den Blüthen nicht eingehe.

Wenngleich sich die folgenden Darlegungen vorwiegend, ja fast ausschliesslich mit den Beobachtungen und Schlüssen Winkler's beschäftigen, so wird doch diese Besprechung überall dazu führen, die prinzipiellen Begriffe und Anschauungen der Anschlusstheorie zu beleuchten und theilweise klarer zu stellen.

I. Der Contact und der Druck.

1. Der Contact.

In dem so überschriebenen Kapitel giebt Winkler zuerst eine ziemlich umfassende Aufzählung aller Angaben, die über Mangel an Contact überhaupt bisher gemacht worden sind, und er bespricht sie in offenbar günstigem Sinne. Es wird daher nöthig sein, zu diesen Citaten aus der Litteratur wenigstens zum Theil Stellung zu nehmen und zu erwägen, ob Winkler sich mit Recht auf seine Vorgänger zu stützen vermag. Da ich jedoch dabei gezwungen sein werde, über Beobachtungen und Schlüsse anderer ein Urtheil zu fällen, ohne eigene Nachuntersuchungen gemacht zu haben, so halte ich es für besser, zunächst einmal über die von mir untersuchten Fälle zu berichten, da sich bei der Darstellung meiner Untersuchungen Gelegenheit finden wird, die Grundlagen für diese Beurtheilung der Litteratur festzulegen. Ich verschiebe also die Besprechung der von Winkler citirten Arbeiten auf später und beginne sogleich mit seinen eigenen Untersuchungen über den Contact.

Winkler hatte sich die Aufgabe gestellt, nach Pflanzen zu suchen, bei denen eine regelmässige Blattstellung ohne Mitwirkung des Contactes zu Stande kommt. Da er dabei natürlich nur vom Zufall geleitet werden konnte, so gehören die Pflanzen, die ihm das, was er suchte, darboten, verschiedenen Familien an. Die meisten Beispiele lieferten ihm die Scrophulariaceen, und zwar besonders die Gattung *Linaria*. Deren Vertreter verhalten sich ganz verschieden, bei den einen, zu denen z. B. *L. macedonica, hirta* u. a. gehören, berühren sich die jüngsten Blätter untereinander; die bei weitem zahlreicheren Arten verhalten sich aber ganz anders. Hören wir, was Winkler darüber selbst aussagt (p. 12).

„Ein ganz anderes Bild bieten die Scheitelansichten anderer Arten. So z. B. Fig. 3, Taf. I, die einen Scheitel von *Linaria purpurea* darstellt. Die Glieder des jüngsten vierzähligen Quirles berühren sich weder selbst seitlich, noch stehen sie mit irgend einem

älteren Organe in Contact. Es sind auch in den Achseln des nächstälteren Quirles noch keine Achselknospen erkennbar, die etwa als „Contactkörper“ dienen könnten. Der Scheitel erhebt sich vielmehr, nachdem der jüngstabgegliederte Blattquirl ein gewisses Alter erreicht hat, vollkommen frei und allseitig unberührt über den jüngsten Quirl empor, und es kann also auch nicht die weitere Organbildung an ihm durch irgend welche mechanische Einwirkung des letzteren beeinflusst werden.“ Die beschriebenen Verhältnisse und die bezeichnete Figur haben Aehnlichkeit mit unserer von derselben Species herrührenden Fig. 1 auf Taf. VII. Wie man sieht, berühren die Blätter des Quirles 1 an keinem Punkt diejenigen vom Quirl 2.

Ganz ähnliche Bilder zeigen die Querschnitte von *L. littoralis*, *repens* und *maroccana*, die ebenfalls bei Winkler mit Figuren vertreten sind. Diese Figuren zeigen zugleich Stellungsänderungen, zu deren Erklärung natürlich nach seiner Ansicht Contact- und Raumverhältnisse nicht herangezogen werden können.

Die übrigen Species sind zwar nicht durch Abbildungen vertreten, aber es wird versichert, dass bei ihnen die Untersuchungen „denselben Mangel an Contact ergaben.“ Und zwar sind es ausser den schon genannten noch 17 Arten, die aufgezählt werden.

Ein weiteres günstiges Beobachtungsmaterial lieferten Winkler die Scrophulariaceen in der Gattung *Antirrhinum* mit drei Species, *maius*, *numidicum* und *assurgens*, die alle durch Figuren veranschaulicht sind, und von anderen Familien die Campanulaceen mit *Canarina campanula*, die Violariaceen mit *Jonidium polygalaefolium* und die Lobeliaceen mit *Piddingtonia nummularia*. Von der genannten Campanulacee wird hervorgehoben, dass an ihr „das Fehlen allen Contactes besonders deutlich zu beobachten ist.“

Damit wäre das von Winkler benutzte Beobachtungsmaterial, soweit es die Contactfrage betrifft, erschöpft; als Resultat der Untersuchung bezeichnet der Verfasser, „dass es eine ganze Reihe von Gewächsen giebt, bei denen ein unmittelbarer Contact der Neuanlagen mit älteren Organen nicht besteht, daher auch nicht für das Zustandekommen oder die Veränderungen der Blattstellungen verantwortlich gemacht werden kann“. Es folgt dann noch eine Auseinandersetzung darüber, dass auch zwischen den „Entwicklungsfeldern“ kein Contact stattfinde, dass also auch die Einführung dieses neuen Begriffes seitens Schwendener's (III)

hier nichts helfe, da bei einem grossen Theil der angeführten Linarien und bei *Canarina campanula* sich immer mehr oder weniger breite Zwischenräume hinzögen, die nie ausgefüllt würden. Auf den Begriff des „Entwicklungsfeldes" kommen wir später noch kurz zurück.

Da ich mir nun zur Aufgabe gestellt hatte, zu prüfen, ob Winkler's Behauptungen, die für die Schwendener'sche Theorie so sehr ungünstig, ja beinahe vernichtend klingen, berechtigt sind, so war ich natürlich auf dasselbe Untersuchungsmaterial angewiesen. Man wird nun aber billiger Weise nicht verlangen, dass ich sämmtliche von ihm aufgezählte Species nachuntersuche, es wird vielmehr eine Auswahl unter ihnen gestattet sein; aus den an diesen erhaltenen Resultaten wird man unter Umständen einen Rückschluss auch auf die übrigen Species ziehen dürfen.

Ich beschaffte mir daher für meine Untersuchung Samen von folgenden 8 Linarien-Arten, die sich in der Aufzählung von Winkler wiederfinden: *dalmatica, genistifolia, Hendersoni, maroccana, Pancici, purpurea, triornitophora* und *triphylla.* Die Samen wurden in dem Universitätsgarten in Töpfen ausgesät; sie entwickelten sich zwar nicht kräftig, aber doch leidlich, soweit dies bei der nicht übermässig günstigen Lage des Gartens mitten in der staubigen, verkehrsreichen Metropole nur zu verlangen war. Eine Ausnahme bildete nur *L. triornitophora.* Die Samen dieser Species gingen zwar auf, jedoch stellte der Vegetationspunkt nach Anlegung von 3—4 Quirlen stets sein Wachsthum ein. Einige Species gelangten sogar in wenigen Exemplaren zur Blüthe.

In der Aufzählung Winkler's befinden sich ferner *L. vulgaris* und *spuria,* die ich ebenfalls untersucht habe. Die erstere bezog ich theils wiederum aus dem Universitätsgarten, theils sammelte ich sie in der freien Natur, die letztere erhielt ich in einer beträchtlichen Anzahl von frischen Exemplaren Ende Juli aus Freiburg im Breisgau durch die Freundlichkeit von Herrn Prof. Dr. Oltmanns und Herrn Dr. P. Claussen, denen ich an dieser Stelle meinen besten Dank für ihre Liebenswürdigkeit ausspreche.

Ausser diesen 10 Linaria-Arten, deren Auswahl, wie hier besonders betont werden mag, eine rein willkürliche war und ganz dem Zufall überlassen wurde, zog ich für die Untersuchung noch *Antirrhinum maius* und die von Winkler ganz besonders hervorgehobene *Canarina campanula* heran, von der ich vier Knollen von Haage und Schmidt in Erfurt bezog.

Fehlt an diesen genannten Pflanzen wirklich, wie Winkler behauptet, der Contact, so werden seine Angaben für die übrigen Species ebenfalls Vertrauen verdienen — und umgekehrt.

In Betreff der Präparationsmethode möchte ich noch kurz bemerken, dass ich die Schnitte stets zwischen Hollundermark ausführte, in welches ich, wenn es sich um Querschnitte handelte, vorher eine für das betreffende Object passende Längsrinne geschnitten hatte, damit dasselbe nicht gequetscht wurde. Die Schnitte wurden meistens zur Verdrängung der bei der Beobachtung störenden Luft vor Auflegung des Deckglases mit absolutem Alkohol betropft, dann wurden die Präparate zugleich mit einem Tropfen Wasser durch das Deckglas bedeckt und schliesslich an den Rand des letzteren ein Tropfen Glycerin gesetzt, welcher allmählich, in Folge der Verdunstung des Wassers aus dem Präparate, unter das Deckgläschen heruntergesogen wurde. So erhält man meist Präparate, die den frischen völlig gleichen, während bei rascherem Zusatz von Glycerin die Schnitte häufig leiden.

Zunächst handelt es sich natürlich um die Frage: Sind Winkler's Figuren richtig oder nicht? Diese Frage kann ich, wie vorauszusehen, in den Hauptpunkten bejahen. Ich habe oft genug Präparate erhalten, die genau ebenso aussahen, wie die von Winkler gegebenen Figuren; ein Beispiel dafür ist in unserer Zeichnung Fig. 1, Taf. VII gegeben, auf die schon oben hingewiesen wurde. Ich könnte aber noch eine ganze Reihe von ähnlichen Figuren beibringen, um Winkler's Sammlung zu vermehren.

Daraus folgt also, wie es scheint, dass Winkler mit seinen oben angeführten Behauptungen Recht hat. Es hat sich ja, wie gesagt, die Richtigkeit seiner Figuren herausgestellt, aus denen er den Mangel an Contact erschliesst. Es könnte sich demnach nur noch fragen, ob diese Figuren auch beweiskräftig, ob die Schlüsse, die Winkler aus ihnen zieht, berechtigt sind. Der Prüfung dieser Frage wollen wir uns jetzt zuwenden.

Winkler behauptet, wie wir sahen, dass die jüngsten Blätter bei den gezeichneten Exemplaren — und das gilt natürlich nach seinen Worten in gleicher Weise für die nicht dargestellten Species — sich weder selbst seitlich berühren, noch mit irgend einem älteren Organe in Contact stehen. Diese Behauptung stimmt auch für die Umrisse der Blätter, die in den Figuren angegeben sind. Diese Umrisse stellen nun aber durchgehends

Querschnittsflächen der Blätter dar, die zum Theil beträchtlich hoch über ihrer Basis liegen. Es ist daher durchaus möglich, dass bei einem Theil der gezeichneten Präparate der Contact zwischen den älteren und jüngeren Blättern in einer etwas tieferen Ebene als derjenigen der Zeichnung in der That vorhanden war, dass bei tieferer Einstellung auf eine optische Durchschnittsebene eine absolut innige Berührung der Seitenflächen der betreffenden Organe stattfand. Um einen derartigen Fall zu veranschaulichen, habe ich in Fig. 2, Taf. VII einen Scheitel von *Linaria Maroccana* dargestellt, der das geschilderte Verhältniss zeigt. Wie ersichtlich, stehen die Querschnittsflächen der Blätter des jüngsten dreigliedrigen Quirles nicht mit denen des nächst älteren in Berührung. Doch geht aus dem körperlich gezeichneten Bilde des Präparates evident hervor, dass in sehr geringem Abstand unterhalb der oberen Schnittebene die Blätter des Quirles II sich sehr dicht an den Scheitel resp. an die Seiten der Blätter I anschmiegen[1]). Eine andere Form der Darstellung wird die Sache vielleicht noch deutlicher machen. Fig. 3, Taf. VII zeigt einen Scheitel von *Linaria purpurea* mit decussirten Blattpaaren. Das Mikroskop wurde bei der Herstellung dieser Zeichnung auf die obere Schnittfläche eingestellt. Die jüngsten Blätter waren also bereits so gross, dass ihr oberer Theil abgeschnitten ist. Contact ist in dieser Ebene nicht vorhanden. Ein ganz anderes Bild zeigt sich uns dagegen in Fig. 4, Taf. VII, und doch stellt diese Abbildung denselben Scheitel dar, wie Fig. 3, nur ist die Einstellebene eine etwas andere, nämlich eine nur wenig tiefere. Der Contact der älteren mit den jüngeren Blättern ist sehr ausgeprägt, und die Figur ähnelt sehr der Fig. 2 Winkler's, von der er sagt, dass niemand die directe Berührung zwischen den Blattpaaren leugnen könne. Es ist mir sehr wahrscheinlich, dass bei einer ganzen Anzahl von Figuren in der Winkler'schen Arbeit,

1) Was die hierbei zur Anwendung gebrachte Methode der körperlichen Zeichnung anbetrifft, die noch in anderen Fällen gewählt wurde, so möchte ich über dieselbe Folgendes bemerken: Es wurden dabei stets zuerst mit dem Abbe'schen Zeichenapparat die Umrisse aufgenommen, wie sie sich bei verschiedener Einstellung darboten, dann wurden die Schatten in die Abbildung eingezeichnet, wobei meist eine bestimmte Richtung der von der gedachten Lichtquelle herkommenden Strahlen angenommen wurde. Es wurde dabei durch möglichst genaue Abschätzung der Höhendifferenzen im mikroskopischen Präparat vermittelst der Mikrometerschraube beständig ein Vergleich mit dem Hervortreten der Höhendifferenzen in der Abbildung ausgeführt, und darnach die Stärke der aufgetragenen Schatten abgemessen.

bei denen der Verfasser einen Mangel an Contact annimmt, in der That in tieferem Niveau die Verhältnisse ähnlich liegen, wie in den von uns dargestellten Fällen. Ich rechne hierher von Winkler's Figuren besonders No. 5, 6, 7, 9, 14, 18, 19, 20 und 21.

Es mag übrigens bei dieser Gelegenheit gleich erwähnt werden, dass man in der Beurtheilung solcher Querschnitte manchmal etwas vorsichtig sein muss, insofern als der Druck des Deckgläschens im Stande ist, die besprochenen Contactverhältnisse nicht unbeträchtlich zu verändern. Befindet sich nämlich der Vegetationspunkt mit den jüngsten nicht angeschnittenen Blättern etwas unterhalb der oberen Schnittfläche, sodass der nächst ältere Quirl ihn überragt, so bewirkt natürlich der Druck des Deckglases, dass diese älteren Blätter auseinandergespreizt werden, wodurch ihre Berührung mit dem Scheitel und den jüngeren Blättern aufgehoben wird. Diese Erfahrung machte ich z. B. an einem Präparat von *Linaria Maroccana*, welches in Fig. 5, Taf. VII so wiedergegeben ist, wie es kurz nach seiner Herstellung aussah. Als jedoch das überschüssige Wasser unter dem Deckgläschen völlig verdunstet war und dieses in Folge des zu geringen Glycerinzusatzes etwas eng angesogen wurde, hatte der Scheitel ein so stark verändertes Aussehen angenommen, dass der in Fig. 5 überaus deutliche Contact völlig geschwunden war, so wie es unsere Fig. 6, Taf. VII zeigt. Ob diese Fehlerquelle von Winkler berücksichtigt worden ist, vermag ich nicht zu entscheiden.

Wir sahen, dass die quergeschnittenen Blätter an der Querschnittsstelle sich gar nicht zu berühren brauchen, und dass dabei doch in tieferem Niveau Contact vorhanden sein kann. Dazu kommt nun noch ein Anderes, nämlich dass die Blätter, wenn sie schon so gross sind, dass sie quer abgeschnitten werden können, bereits ein nicht unbeträchtliches Alter erreicht haben. Es ist aber selbstverständlich, dass dann der Contact schon längst wieder gelöst sein kann, während er vorher bestanden hatte, solange nämlich die Blätter noch klein waren und die Grösse von etwa halbkugeligen Höckern noch nicht überschritten hatten. Sind die jüngsten Blätter erst einmal im Contact mit den nächstälteren angelegt, so ist es natürlich ohne Belang für ihre Stellung, ob sie noch länger in Contact bleiben, oder ob derselbe bald gelöst wird. Nun sind aber, worauf Schwendener in seiner Mittheilung über *Linaria spuria* (IV) bereits hingewiesen hat, und was auch Winkler (Botan. Ztg. 1901, II, p. 281) zugiebt, die Linarien

dadurch ausgezeichnet, dass ihre Internodien sich sehr frühzeitig strecken, und damit stände natürlich ein sehr baldiges Auseinanderrücken der in der Jugend event. sich berührenden Organe in Zusammenhang. Es kommt also darauf an, junge Organe in ihren Beziehungen zu den älteren Blättern zu untersuchen, und es ist nicht ohne weiteres statthaft, aus einem Fehlen des Contactes zwischen Blättern, die schon so gross sind, dass sie bei der Herstellung des Präparates abgeschnitten werden, zu schliessen, dass diese Organe auch ohne Contact entstanden seien.

Wenn man nun daraufhin die Figuren Winkler's mustert, so constatirt man, dass in ihnen fast durchgehends nur solche Organe dargestellt sind, die schon eine sehr beträchtliche Grösse erreicht haben, also für unsere Frage viel zu alt sind. Ich schliesse dies daraus, dass beinahe in allen Figuren selbst die jüngsten Blätter mit scharf umschriebenen Kreisen angegeben sind, wobei, wie ich annehme, diese Kreise die Querschnittsflächen der abgeschnittenen Blätter darstellen. Sollte ich in dieser Annahme fehlgehen, und sollten die erwähnten Kreise (z. B. in Fig. 6 und 8, 27—33) die Umrisse der nicht abgeschnittenen Blätter angeben, so würde dies beweisen, dass die Figuren in dieser Beziehung unzuverlässig sind, da dann die Ausdehnung der Blätter in zum Theil unrichtiger Weise wiedergegeben wäre, worauf wir bald zurückkommen werden. In einigen Figuren aber ist es ganz zweifellos, dass wir es mit relativ sehr alten Blättern zu thun haben, so besonders in Fig. 3 und 4, in welchen die jüngsten Organe sogar in ziemlich bedeutender Höhe über ihrer Basis abgeschnitten zu sein scheinen.

Bisher sind wir nun immer den Anschauungen Winkler's über das Wesen des Contactes gefolgt und haben nachzuweisen versucht, dass aus den von ihm gegebenen Figuren ein Mangel an Contact in seinem Sinne nicht einwandsfrei erschlossen werden kann. Zum besseren Verständniss der nun folgenden Ausführungen sei noch einmal scharf hervorgehoben, dass Winkler den Contact leugnet dann, wenn die jüngsten Blätter auf dem Querschnitt mit ihren Seitenflächen nicht mit den Seitenflächen, d. h. den Querschnittslinien der älteren Blätter oder mit dem Scheitel in unmittelbarer Berührung stehen. Diese Auffassung Winkler's von dem Wesen und dem Mangel des Contactes geht meines Erachtens klar aus der Figur, in welcher

er den Contact zugiebt (Fig. 2), und aus der Auslegung der Zeichnungen, die nach ihm ein Nichtvorhandensein desselben beweisen, hervor.

Demgegenüber muss nun betont werden — und dies ist das hauptsächlichste Bedenken, welches Winkler's Beweisführung entgegenzustellen ist —, dass diese Auffassung vom Contact zwischen seitlichen Organen ganz verfehlt ist, dass der Anschluss auf ganz anderen Merkmalen beruht, als Winkler annimmt.

Um diese Behauptung zu beweisen, müssen wir uns Klarheit darüber verschaffen, was nach Schwendener's Anschlusstheorie unter Contact zu verstehen ist. Ich will dabei zunächst ganz verzichten auf die Anwendung und Beleuchtung des Schwendener-schen Begriffes „Entwickelungsfeld", da sich später Gelegenheit finden wird, näher darauf zurückzukommen, ich will mich vielmehr an den Contact in gewöhnlichem Sinne halten, d. h. an den Fall, wo die Organe bereits etwa halbkugelig vorspringen, sich also direct berühren. Nach Schwendener's Theorie schliessen sich solche Organe so aneinander an, als wenn man auf ein künstlich aufgebautes System von beliebigen kreisförmigen Objecten, runden Schachteln oder dergleichen, neue gleichartige Glieder herauflegt; es kommt dabei das neue Organ immer so in die Lücke zwischen zwei älteren Organen zu liegen, dass es mindestens an zwei Stellen seines Umfanges mit den Gliedern unter ihm in Berührung tritt, an diesen Stellen auf dem Unterbau ruht. Bei walzenförmigen Organen, wie Schwendener sie in seinen Modellen zur Veranschaulichung angewandt hat, bestehen die erwähnten Contactstellen natürlich in zwei geraden Linien; haben wir es dagegen mit Kugeln, halbkugeligen Organen oder calottenförmigen Gebilden zu thun, wie dies bei den pflanzlichen Vegetationspunkten stets der Fall ist, so reducirt sich die Contactstelle zwischen je zwei Organen auf einen Punkt. Es ist wohl kaum erst nöthig, als Vergleichsobject einen Haufen von regelmässig aufeinander geschichteten Kugeln heranzuziehen, von denen jede mit den rings sie umgebenden in je einem Punkte in Berührung steht, nämlich in dem Punkt ihrer Oberfläche, der auf der Verbindungslinie ihrer Mittelpunkte liegt. An Pflanzenscheiteln liegen natürlich diese Berührungspunkte der calottenförmigen Organe auf deren kreisförmiger Basis in den Richtungen der Parastichen. Zum Ueberfluss sei zur Verdeutlichung dieser Thatsachen hingewiesen

auf unsere schematische Fig. 7, Taf. VII. Das Organ 1 steht in den Punkten *a* und *b* mit 2 und 3 in Contact. In Folge der Plasticität der jungen Organe am Pflanzenscheitel wird die Berührungsstelle sich zu einer kurzen Linie verlängern, worauf es aber, was den Zweck dieser Beweisführung anbetrifft, hier wenig ankommt.

Aus diesen Erwägungen geht also, um dies nochmals hervorzuheben, hervor, dass die jungen Blätter, solange sie noch nicht viel grösser sind, als halbkugelförmig, sich unmöglich anders berühren können, als in Punkten ihrer Basis, dass eine Berührung mit einer Seitenfläche erst möglich wird, wenn sie schon zu längeren Kegeln ausgewachsen sind. Daraus folgt nun ferner, dass erstens in der Regel zwischen übereinander stehenden Organen ein etwa viereckiger Zwischenraum der freien Stengeloberfläche erhalten bleibt, dass also auf der Orthostiche für gewöhnlich kein Contact besteht, und zweitens, dass für die Beurtheilung der Contactverhältnisse verschieden geführte Schnitte sehr verschiedenen Werth besitzen. Handelt es sich nämlich um scheibenförmige Achsen, z. B. Compositenköpfe, so werden Querschnitte über den Contact auf den Parastichen guten Aufschluss geben und ebenso solche Längsschnitte, die in der Richtung der Schrägzeilen geführt sind. Hat man es aber, wie es bei vegetativen Sprossen, so auch bei unseren Linarien die Regel ist, mit mehr oder weniger cylindrischen Achsen zu thun, so erhält man die beste Uebersicht über die Basen der Blätter, über die Art, wie sich diese auf die älteren herauflegen, ohne Frage auf tangentialen Längsschnitten, während das Profil des Contactpunktes natürlich wieder auf schiefen Längsschnitten, die in der Richtung der Parastichen geführt werden, am deutlichsten zur Erscheinung kommt.

Alle diese Erwägungen dürften vielleicht manchem, der die Probleme der Blattstellungen einigermassen kennt, überflüssig erscheinen, weil sie sich einerseits ganz von selbst ergeben und geradezu die Grundlage der mechanischen Anschlusstheorie bilden, und weil andererseits von Schwendener des öfteren dieser Punkt berührt worden ist. Dennoch war eine etwas ausführlichere Darlegung der Verhältnisse geboten, weil Winkler, wie mir scheint, sich diese Thatsachen nicht mit der genügenden Klarheit zurecht gelegt hat; sucht er doch den Contact nicht an der Basis der Blätter, worauf es einzig und allein ankommt, sondern hoch über derselben auf Querschnitten der Organe. Am deutlichsten scheint mir Winkler's

Missverständniss dieses beim Contact wesentlichen Punktes aus dem Umstand hervorzugehen, dass er in seiner Arbeit in den Jahrb. f. wiss. Botan. auch keinen einzigen nur einigermassen genügenden tangentialen Längsschnitt liefert, während wir doch sahen, dass auf diesen naturgemäss die Contactfrage sich am einwandfreiesten entscheiden lassen müsste. Dabei rechne ich die beiden einzigen Abbildungen von Längsschnitten, die er giebt, nicht mit, weil der eine derselben eine Reproduction einer Schwendener'schen Figur von *Hippuris vulgaris* darstellt und nicht zur Besprechung der Contactfrage, sondern in anderem Zusammenhang herangezogen wird, und weil der andere, ein Längsschnitt von *Canarina campanula* (Fig. 13) lediglich die einfachsten Umrisslinien der Blätter giebt, und aus ihm über die Grenzen der Basen der Organe gar nichts geschlossen werden kann. Die sämmtlichen übrigen Figuren stellen Querschnitte dar. Nun ist es ja richtig, dass günstig geführte tangentiale Längsschnitte viel schwerer zu erhalten sind als einfache Querschnitte; es wäre daher das Fehlen von Längsschnitten zu entschuldigen, denn es lassen sich die Verhältnisse schliesslich, wenn auch nicht so gut, auch an Querschnitten einigermassen darstellen, wenn man sich bemüht, dieselben körperlich zu zeichnen resp. aufzufassen und Niveauunterschiede durch Schattirung anzugeben, sodass man ein ungefähres Bild von der Art der Insertion der Organe an der Stammoberfläche und ihrer Berührung mit den Basen der Nachbarorgane empfängt. Bei Winkler kann man aber auch aus den Querschnitten ein nur einigermassen plastisches Bild von Höhendifferenzen an der Achse kaum gewinnen, da er sich begnügt, die Querschnitte der Blätter mit einfachen Linien anzugeben und die unteren Regionen höchstens mit einigen punktirten Strichen anzudeuten. Es ist wiederum freilich nicht ganz leicht, in einem bei durchscheinendem Licht unter dem Mikroskop betrachteten Querschnittsbild einigermassen richtig vertheilte Schatten anzubringen, und es ist mir dies trotz vielem Bemühen nur unvollkommen gelungen. Immerhin denke ich, dass man sich z. B. aus meinen Figuren 8 und 9, Taf. VII, in denen Scheitel von *Linaria genistifolia* und *Antirrhinum maius* dargestellt sind, ein wenigstens einigermassen anschauliches Bild von den Verhältnissen machen kann, wenngleich subtile Höhenunterschiede, auf die es hierbei oft genug ankommt, doch der Darstellung schier unüberwindliche Hindernisse entgegenstellen und nur an der Mikrometerschraube des Mikroskopes selbst festgestellt werden können. Bei dem in Fig. 9, Taf. VII dargestellten

Scheitel würde Winkler jedenfalls für gänzlichen Mangel an jeglichem Contact plaidiren, da ja die Umrisse der jüngeren Blätter nirgends mit denen älterer in directer Berührung stehen. Die Fig. entspricht auch, natürlich mit Abweichungen, ziemlich seiner Fig. 9 von *Antirrhinum maius*, was die Entfernungen der Blattquerschnitte von einander betrifft. Und doch lässt sich, hoffe ich, aus meiner Figur erkennen, dass das jüngste sichtbare Organ (7) sich derartig in die Lücke zwischen den Organen 4 und 5 hineinlegt, dass es mit den Rändern seiner Basis diese beiden Blätter ungefähr an den Stellen berührt, wo die Spitzen der beiden Pfeile stehen, natürlich in Ebenen, die tiefer liegen als die Schnittfläche.

Es kommt also, wie aus alledem hervorgeht, stets auf die Basen der Blätter an, ob diese sich berühren. Die Abgrenzung der Basis ist aber, wenn die Organe nicht ganz scharf sich gegen den Stengel absetzen, oft ziemlich schwer. Bei den meisten der untersuchten Linarien gehen die Blätter in der That an ihrem Grunde ganz allmählich in die Oberfläche des Stengels über. Dies zeigen z. B. unsere Fig. 10 und 11, Taf. VII. Es kann nun meines Erachtens keinem Zweifel unterliegen, das wir alles das noch zum Blatt rechnen müssen, was sich über die Ebene des Stengels erhebt. Diese Ebene wird aber dargestellt durch die Oberfläche eines Cylinders resp. eines Paraboloids. Es ist daher z. B. in unserer Fig. 10, Taf. VII die Basis des Blattes 1 bis zu der Stelle zu rechnen, auf die der kleine Pfeil hinzeigt, bis dort, wo das Profil des Blattes sich bogenförmig aus dem Profil des Stengels heraushebt. Ebenso reicht auf unserer Fig. 11, Taf. VII das Blatt 1 mindestens bis zu der Stelle, wo das Zeichen angebracht ist, aber eine genaue Festsetzung der Grenze ist nicht möglich.

Daher kann auch in der That die Figur, welche Schwendener in seiner Erwiderung gegen Winkler von *Linaria purpurea* giebt, nur als schematisch betrachtet werden, solche scharf umschriebenen Kreise sieht man, wie Winkler einwendet, niemals, es sind offenbar nach dem Präparat die Basen der Blätter eingezeichnet, so wie sie nach bestem Gutachten sich bei Einstellung mit der Mikrometerschraube abgrenzen liessen. Aus dem gleichen Grunde aber sind auch die Figuren Winkler's, so weit in ihnen junge Blätter mit scharf umschriebenen Kreisen dargestellt sind, zu verwerfen. Es wurde schon oben darauf hingewiesen, dass in den meisten Figuren die jüngsten Blätter als kleine Kreise eingezeichnet sind. Es ist aber ganz sicher, dass z. B. in dem Querschnitt No. 8 die

Basen der jungen Organe ein ganzes Stück weiter reichen, als die betreffenden Kreise anzugeben scheinen, und in Fig. 6 ist das Blatt 4 offenbar viel zu klein angegeben. Ein Vergleich dieser Fig. 6 mit unserer Fig. 12, Taf. VII, die einen Scheitel von *Linaria purpurea* darstellt, der dem Winkler'schen sehr ähnlich ist, wird diesen Umstand sofort klar machen.

Als völlig verfehlt muss in dieser Hinsicht vor allen Dingen aber die Figur Winkler's bezeichnet werden, die er seiner Erwiderung in der botanischen Zeitung beigiebt; sie zeigt uns einen Längsschnitt von *Linaria purpurea*, den ersten Längsschnitt, den Winkler überhaupt von einer *Linaria* giebt. Und diese nachträglich gebrachte Skizze ist nichts weniger als einwandfrei. Ich habe diese Zeichnung in meiner Fig. 13, Taf. VII genau reproducirt, mit einigen kleinen Hinzufügungen, von denen sogleich die Rede sein wird. Es handelt sich, wie Winkler in der Erklärung dieser Figur bemerkt, um viergliedrige Quirle. Man beachte nun, dass auf dem Profil des medianen Längsschnittes, der dem scharfen, stärkeren Contour entspricht, z. B. auf der linken Seite des Scheitels, das dort stehende Glied des jüngsten Quirles selbstverständlich bis zu dem Knick herunterreicht, an welchem der von mir dort angebrachte Pfeil steht. Das dem Beobachter zugekehrte Glied desselben Quirles, welches also über der Mitte des Scheitels liegt und von mir mit einem kleinen Kreuz bezeichnet ist, wird nun aber von Winkler fälschlicher Weise mit dem ganz kleinen oberen Bogen angedeutet, während seine Basis doch sicher ebenso tief liegt, wie die des Schwesterorgans im Profil. Die untere Basis jenes Blattes liegt also etwa an der Stelle, wo ich den kleinen punktirten Bogen eingezeichnet habe.

Ferner ist zu berücksichtigen, dass die mit 1, 2 und I, II, III bezeichneten Kreise jedenfalls wieder nicht die Basen der betreffenden Blätter in ihrem richtigen Umfange darstellen, wenngleich Winkler versichert, dass diese Contouren „den Ansatzstellen der nach vorn liegenden abgeschnittenen Blätter" entsprechen. Dass die Contouren von 1 u. 2 zu klein angegeben sind, folgt mit grosser Wahrscheinlichkeit einerseits aus der starken Ausbauchung des Profils an dieser Stelle und andererseits daraus, dass die zum selben Quirl gehörigen Blätter 3 und 4 viel breiter sind als die „Ansatzstellen" von 1 und 2. Und da ich nie bei *Linaria purpurea* habe beobachten können, dass die Blätter in diesem Entwicklungstadium mit eingeschnürter Basis am Stengel inserirt sind, vergl. Fig. 10 u. 11, so folgt daraus,

dass die Blätter 1 u. 2, die bei der Regelmässigkeit des betreffenden Scheitels offenbar gleiche Grösse besitzen, wie die gleichaltrigen Blätter 3 und 4, in ihren Umrissen zu klein dargestellt sind. Es ist also durchaus nicht so klar, wie Winkler meint, dass von einem Contact des Blattes b mit 1 und 2 auf den Parastichen „nicht die Rede“ sein kann. Mir erscheint er durchaus nicht ausgeschlossen. Wer beweisen will, dass sich junge Blätter nicht berühren, der sollte doch — das dürfte eine billige Forderung sein — sich erst einmal etwas genauer ansehen, wie die Organe aussehen, und wie weit sie reichen, sonst liegt die Gefahr nahe, dass er bei seinen Betrachtungen in arge Irrthümer geräth.

Wir kommen so zu dem Ergebniss, dass Winkler's Figuren sämmtlich über das Vorhandensein oder das Fehlen von Contact auch nicht das geringste beweisen, und zwar deshalb, weil er erstens bei seinen Figuren auf Unterschiede in den Niveaus nicht genügend geachtet hat, weil er zweitens das Alter der Blätter, bei denen er den Contact suchte, nicht berücksichtigte, und drittens und vor allem, weil er über den Begriff des Contactes sich unrichtigen Vorstellungen hingegeben hat, die ihn zu einer in mancher Hinsicht unvollständigen Untersuchung und ungenügenden Wiedergabe der thatsächlichen Verhältnisse geführt haben.

Es erübrigt nun noch, unsererseits zu prüfen, ob in der That der Contact bei den von Winkler angeführten Species fehlt, oder ob sich dieselben so verhalten, wie andere ganz normale Pflanzen. Zum Theil geht ja bereits aus den Figuren, die wir bei der Kritik der Untersuchungen Winkler's herangezogen haben, der Contact hervor. Dennoch wird eine umfassende Darstellung aller einschlägigen Fälle nicht ganz überflüssig sein.

Zunächst möchte ich eine Beschreibung der Anschlussverhältnisse geben, wie sie sich bei den verschiedenen Stellungstypen, Quirlen, Spiralen und unregelmässigen Stellungen zeigen, die bei den untersuchten Objecten vorkommen. Diese verschiedenen Stellungen sind am besten auf Querschnittsansichten zu studiren, Längsschnitte sehen in dieser Beziehung einander ziemlich ähnlich, ob sie nun von Exemplaren mit Quirlen oder mit Spiralstellung herrühren. Längsansichten wollen wir daher erst nach der Beschreibung der Querschnittsbilder vornehmen.

Ein Theil der zur Untersuchung herangezogenen Objecte zeigt eine ausserordentliche Variabilität im Blattstellungstypus. Durch solche Unbeständigkeit zeichnen sich besonders *Linaria Maroccana*

und *purpurea* aus. Beide besitzen in den meisten Fällen alternirende Quirle, deren Zahl bei den verschiedenen Exemplaren sehr variirt; ich habe 2- bis 6-gliedrige Quirle bei diesen Species in buntem Wechsel angetroffen. Daneben aber findet man auch gar nicht selten spiralige Anordnung der Blätter und unter den Spiralen ziemlich häufig solche aus Nebenreihen.

Von Exemplaren mit alternirenden Quirlen habe ich nun oft genug Präparate hergestellt, die den Contact sehr schön sogar in der Weise zeigten, wie Winkler es verlangt, d. h. in Form von Flankencontact, wo also auf dem Querschnitt ohne weiteres unmittelbar die Berührung der Blätter unter einander hervortritt. Als Beispiele mögen einige Fälle an der Hand von Figuren kurz beschrieben werden.

Die Fig. 14, Taf. VII zeigt einen Scheitel von *Linaria purpurea* mit decussirten Paaren. Die Blätter des Quirles I I stossen an den Seiten mit den Blättern II II zusammen und berühren den in der Mitte sich erhebenden Vegetationspunkt so innig, dass man unwillkürlich zur Annahme hinneigt, die elliptische Gestalt desselben sei durch den Druck dieser Blätter I I erst hervorgerufen. Darauf werden wir noch später zu sprechen kommen, wenn wir auf Winkler's Einwände gegen die „Drucktheorie" eingehen. An den Enden der grossen Achse des elliptischen Vegetationspunktes zeigen sich bereits die nächsten beiden Blätter in Form ganz schwacher Hügel, sie sind auf unserer Figur durch Kreuzchen wenigstens angedeutet.

Ein solcher inniger Contact besteht von dem ersten Augenblick an, sobald das junge Pflänzchen das erste Blattpaar nach den Kotyledonen bildet. Ich habe mehrfach von *Linaria purpurea* und *Maroccana* solche ganz jungen Exemplare präparirt; dieselben boten, wenn das zweite Blattpaar noch nicht zu alt war, stets ein Bild dar, wie unsere Fig. 15, Taf. VII es zeigt. Diese rührt her von einem erst 3—4 cm langen Pflänzchen, dessen Kotyledonen in der Abbildung mit I I bezeichnet sind.

Auch von mehrgliedrigen Quirlen erhielt ich oft ganz entsprechende Präparate; natürlich kann ich die Abbildungen von ihnen des Raumes halber nicht alle veröffentlichen. Hingewiesen sei noch auf die schon oben erwähnten Figuren 2, 4 und 5.

Ausser den beiden genannten Linarien besitzt noch *L. Hendersoni* öfter Quirle, die durch denselben schönen Contact ausgezeichnet sind. Ein Beispiel eines derartigen Scheitels mit vier-

gliedrigen Quirlen, dessen jüngste Organe noch die Form von flachen Hügeln besitzen, während die Glieder des nächsten Quirles bereits quergeschnitten sind, ist in Fig. 16, Taf. VII gegeben. Eine nähere Erklärung dürfte überflüssig sein.

Doch nicht immer ist der Contact so schön augenfällig, wie in den bisher besprochenen Figuren. Dieselben Species zeigen oft ein ziemlich abweichendes Bild in Sprossen mit demselben Stellungstypus. So lässt die Figur 17, Taf. VII, in der ein Exemplar von *Linaria purpurea* dargestellt ist, eine Berührung der Querschnittsflächen der Blätter II II mit dem Scheitel oder dem jüngsten Quirl ganz vermissen; Winkler würde hier sicher behaupten, die Blätter ständen ringsum frei und von Contact könne keine Rede sein. Diese Ansicht wäre aber ganz verfehlt, denn, wie die Abbildung zeigt, legen sich die Organe des jüngsten Wirtels so in die Lücken zwischen den Gliedern des älteren hinein, dass sie mit ihren Rändern auf die Basen der älteren Blätter zu liegen kommen. Es war an dem Präparat mit absoluter Sicherheit zu constatiren, dass die Basen der Blätter sich in der Richtung der Schrägzeilen berührten; für ein Blatt sind die Berührungsstellen durch Einzeichnung von kleinen Pfeilen angedeutet.

Von *Canarina* präparirte ich fast ausschliesslich Scheitel mit zweigliedrigen Quirlen. Oft erhielt ich dabei Präparate, die so aussahen, wie das in Fig. 18, Taf. VII dargestellte. Die Blätter der genannten Campanulacee verwachsen sehr bald nach ihrer Entstehung am Grunde scheidenartig miteinander. Die Blätter 2 2 berühren die Achse resp. die Blätter 1 1 bei einer Einstellung, die etwas unterhalb der Vegetationskuppe liegt, und zwar eben in der Gegend der Scheide zwischen diesen beiden jüngsten Blättern. Die Blätter 1 1 nehmen natürlich einen sehr beträchtlichen Umfang der Stengeloberfläche ein; auch hier zeigt sich wieder eklatant, dass Winkler die Grösse der Organe mehrfach bei weitem unterschätzt hat, da er dieselben in seiner Fig. 12, die ebenfalls einen Scheitel von *Canarina* mit decussirten Paaren darstellt, durch viel zu kleine Kreise wiedergiebt. Es ist meines Erachtens klar, dass bei dem in unserer Fig. 18 dargestellten Exemplar die elliptische Gestalt des Scheitels ebenfalls nur durch die Stellung der Blätter 1 1 bezw. durch den Anschluss an dieselben bedingt ist.

Die einzige der untersuchten Pflanzen mit Quirlstellung, bei der ich keinen Contact einwandfrei und sicher nachweisen konnte, war *Linaria triornitophora*. Es lag dies aber offenbar an dem schon

oben bei der Beschreibung der Kulturen erwähnten Umstand, dass die Exemplare dieser Species nach Erzeugung einiger Quirle nicht mehr weiter wuchsen; natürlich waren die Internodien der jüngsten Quirle bereits inzwischen gestreckt und der Contact längst gelöst.

Was nun die Pflanzen mit spiraliger Stellung anbetrifft, so zeigen dieselben ganz analoge Verhältnisse wie diejenigen mit Quirlen. Auch hier treffen wir Fälle, wo die älteren Blätter die jüngeren und den Scheitel so innig berühren, dass es auf dem Querschnitte unmittelbar ersichtlich ist, wie sie sich anschmiegen, daneben aber sieht man auch häufiger Scheitel, wo nur auf den Parastichen Contact der Ränder der Blattbasen besteht. Den ersten Fall fand ich besonders schön realisirt bei *Linaria dalmatica*, *genistifolia* und *Hendersoni*, seltener auch bei *Maroccana*. Dass auf unserem Bilde eines Scheitels von *Linaria dalmatica* (Fig. 19, Taf. VII) Contact z. B. zwischen Blatt 7 und 4, 3 und 6, 2 und 4 besteht, dürfte niemand bezweifeln können. Der zweite Fall kommt oft genug bei denselben Species vor und ausserdem noch bei *Linaria triphylla*, *Pancici*, *purpurea*, *spuria* und bei *Antirrhinum majus*. Dabei sind die Bilder bei diesen verschiedenen Species sehr verschieden, der Contact mehr oder weniger leicht zu constatiren und in die Augen fallend, je nachdem die Basen der Blätter sich ohne erhebliche Verbreiterung an den Stamm ansetzen und folglich sich verhältnissmässig leicht von diesem abgrenzen lassen, wie dies z. B. in der Fig. 8, Taf. VII, die sich auf *Linaria genistifolia* bezieht, zu sehen ist, oder ob jedes Blatt mit der Basis sehr allmählich in die Stengeloberfläche übergeht. Der letztere Fall ist z. B. oft verwirklicht bei *Antirrhinum majus* (Fig. 9, Taf. VII), noch deutlicher aber bei *Linaria spuria* (Fig. 20, Taf. VII). Da bei dieser Species ausserdem eine sehr frühzeitige Streckung der Internodien eintritt, so ist bei ihr die Constatirung des Contactes manchmal nicht ganz leicht. Doch konnte ich z. B. bei dem in Fig. 20 wiedergegebenen Präparat mit grosser Sicherheit constatiren, dass zwischen den Basen von Blatt 5 und 3 deutlicher Contact bestand; bei einer bestimmten Einstellung berührten sich die Umrisslinien der Blätter. Auf der anderen Seite steht das betreffende Organ 5 mit dem Blatte 2 in Contact vermittelst der Axillarknospe, deren oberer Rand durch die Basis des Blattes 5 tangirt wird.

Dieses Verhältniss, dass der Contact zwischen einem Blatt und der Axillarknospe eines unter ihm stehenden stattfindet, ist ziemlich oft realisirt; bei *Linaria spuria* scheint es Regel zu sein

und ebenso in den Blüthenständen von *Linaria purpurea*, *vulgaris* etc., kurz überall da, wo die Blüthen sehr früh, fast gleichzeitig mit den Blättern angelegt und ausgebildet werden. Beispiele dafür werden uns noch die Längsansichten bieten.

Als Typus einer Nebenspirale, nämlich der am häufigsten auftretenden nach 1, 3, 4, 7 . . . ., gebe ich das Bild eines Scheitels von *Linaria Maroccana* in Fig. 21, Taf. VII. Der Contact war auch hier ganz besonders schön zu erkennen. Er war an diesem Scheitel auch zwischen den älteren Blättern noch sehr schön erhalten.

Am ehesten könnte man einen Mangel an Contact bei einer unregelmässigen Stellung vermuthen. Man könnte meinen, dass die Unregelmässigkeit mit einem Mangel an Contact zusammenhinge, indem die Blätter durch die Stellung der vorhergehenden unbeeinflusst und daher unregelmässig entständen. Dem ist nun in der That nicht so, sondern es findet auch hier immer in ganz normaler Weise Anschluss der jungen Blätter an das System der älteren statt, was ein Blick auf unsere Fig. 22, Taf. VIII beweist. Das jüngste Blatt steht mit den Blättern 1 und 2 in Contact, was durch scharfe Einstellung des Mikroskopes sich leicht constatiren liess. Bei *L. vulgaris* fand ich auch oft genug im Scheitel regelmässige Quirlstellungen mit ausgezeichnetem Contact.

Ich gehe nun über zur Beschreibung der Contactverhältnisse, wie sie sich auf Längsschnitten präsentiren.

Schon oben wurde bemerkt, dass die Bilder von Quirlen und Spiralen einander ziemlich ähnlich sehen, einen abweichenden Eindruck machen nur die zweigliedrigen Quirle, wegen der breiten Insertionsfläche der Blätter.

Es wurden keine schiefen Schnitte, sondern nur verticale ausgeführt. Dieselben können entweder mehr oder weniger genau durch die Mitte des Scheitels gehen oder aber denselben nur tangiren, indem die Blätter auf der einen Seite des Scheitels an der Basis abgeschnitten werden. Bei den Schnitten der ersten Art, den Radialschnitten, ist die Möglichkeit gegeben, dass man gerade durch einen Contactpunkt zwischen zwei schräg übereinander stehenden Blättern schneidet, sodass die directe Berührung der Blätter unmittelbar ersichtlich wird; bei den tangentialen Schnitten, die aus leicht ersichtlichen Gründen schwerer herzustellen sind, hat man den Vortheil, die Basen der Blätter in ihrem vollen Umfange überblicken zu können.

Recht instructive Radialschnitte sind in den Fig. 23—25, Taf. VIII dargestellt. Die Fig. 23 giebt einen Scheitel von *Antirrhinum* wieder, bei dem auf beiden Seiten zwischen den schon ziemlich alten und grossen Blättern innigste Berührung nicht nur an dem untersten Blattgrunde, sondern sogar bis ziemlich weit oberhalb desselben stattfindet. Ich möchte wissen, wie ein Contact sich inniger überhaupt denken lässt.

Einen ähnlichen, und doch etwas anderen Fall zeigt uns das Präparat 24. An den durch Kreuze markirten Stellen ist die Berührung ganz analog der schon in Fig. 23 angetroffenen. Zwischen den übrigen Blättern, so namentlich an der Stelle, auf welche der Pfeil hinweist, scheint der Contact dagegen zu fehlen. Es kommt dies daher, dass an diesen Stellen gerade in der Richtung der Mediane der betreffenden Blätter geschnitten ist, natürlich ist dort auf der Orthostiche in der Regel kein Contact zu erwarten.

Zur besseren Veranschaulichung ist der in Fig. 25 gezeichnete Scheitel von *L. purpurea* möglichst körperlich dargestellt. Auf der linken Seite der Abbildung ist im Contactpunkte auf der Parastiche zwischen Blatt 1 und 2 geschnitten. Dass der Schnitt gerade durch den Berührungspunkt auf der Parastiche gegangen ist, wird bewiesen dadurch, dass, wie es in diesem Falle in der That zutreffen muss, von dem einen Blatt 1 der grösste Theil oberhalb der Schnittfläche liegt, also weggeschnitten ist, während Blatt 2 in seiner Hauptmasse im Präparate vorhanden und nur zart angeschnitten ist. Sehr schön liess sich ferner an dem Präparat durch Heben und Senken des Tubus constatiren, dass das jüngste, in der Figur als durchschimmernd punktirt gezeichnete Organ sich mit der Basis in tadellosem Contacte in die Lücke zwischen Blatt 1 und 3 hineinlegte.

Zu den tangentialen Schnitten führt uns Fig. 26, Taf. VIII über, da der gezeichnete Scheitel von *Linaria vulgaris* nicht genau tangential und auch nicht radial, sondern in einer Zwischenebene geführt ist. Wir sehen daher auf der linken Seite der Figur, wie auf den vorigen, schönen Contact auf der Parastiche zwischen Blatt 2 und 4. In der Mitte rechts dagegen wird ziemlich deutlich, wie das Blatt 1 sich mit seiner Basis auf die Basen der älteren Blätter 2 und 3 herauflegt. Diese Figur zeigt instructiv die Richtigkeit unserer obigen Auseinandersetzungen über den Begriff des Contactes.

Rein tangentiale Ansichten liefern schliesslich die Figuren 10, 11, 27 und 28, Taf. VII und VIII. Bei der schon oben erwähnten Fig. 10, Taf. VII berührt das jüngste gezeichnete Organ die tieferen Blätter 2 und 3 ungefähr an den Stellen, auf welche die Spitzen der Pfeile hinweisen, die aber natürlich durch die älteren Blätter verdeckt sind. Auch Blatt 2 steht noch in basalem Contact mit 1 und 3, namentlich die Berührung mit Organ 3 tritt auch in unserer Figur ganz gut hervor.

In Fig. 11, Taf. VII legt sich die Anlage *a* links mit der Basis direct an die Axillarknospe von Organ 2 an, rechts tritt sie sowohl mit der Basis des Blattes 1 wie mit dessen Axillarknospe in Berührung, mit der letzteren in einem Punkte, der durch das Organ *a* selbst in der Zeichnung verdeckt ist. In diesem Präparat, welches von einem Stengel mit viergliedrigen Quirlen stammt, war der Contact zwischen dem Blatt 2 und den Gliedern des nächsten Quirles I II gerade eben erst gelöst und noch beinahe vorhanden, jedoch schon z. B. zwischen 2 und I ein ganz schmaler, zu keinem von beiden Blättern gehörender Streifen ausgebildet. Bei einem sonst völlig ähnlichen Scheitel derselben Species bestand der Contact dagegen auch noch zwischen den Gliedern des 2. und 3. Quirles.

Fig. 27, Taf. VIII stellt einen tangentialen Längsschnitt von einem Spross von *Canarina* mit decussirten Blattpaaren dar. Es dürfte keinem Zweifel unterliegen, dass wir es mit echtem Contact zu thun haben, der darin besteht, dass die Basis des in der Mitte liegenden Blattes 1 an den durch Pfeile bezeichneten Stellen mit den Blättern 2 2 unmittelbar zusammenstösst. Die Blattflächen berühren sich hier noch eine ganze Strecke oberhalb des Insertionspunktes.

Als letztes Beispiel sei *Linaria spuria* genannt, von der ein Scheitel mit Spiralstellung in der Tangentialansicht in Fig. 28, Taf. VIII dargestellt ist. Die Hervorwölbung des jüngsten Blattes beginnt in dem Umfang, der durch die vereinzelten Punkte angedeutet ist. Dieser Umfang tangirt aber die Basis des in der Figur linken Blattes und die sanfte Hervorwölbung der Axillarknospe des rechten Blattes in je einer eng umschriebenen Stelle.

In diesem Falle, wie auch in den sämmtlichen übrigen besprochenen handelt es sich — das möge noch einmal zum Schluss hervorgehoben werden — um den reellen wirklich vorhandenen Contact; die Bedingungen, die nach unserer obigen Besprechung

des Begriffes „Contact" vorhanden sein müssen, sind erfüllt. Das „Entwicklungsfeld" bezeichnet einen bedeutend jüngeren Zustand der Neuanlagen. In diesem Entwicklungsstadium befinden sich die Anlagen nur dann, wenn sie sich noch gar nicht über die Oberfläche der Achse erheben, während sie doch schon als Anlagen erkennbar sind. Auf so beschaffene Anlagen allein beschränkt Schwendener (III) den Begriff „Area". Es ist selbstverständlich und gar nicht anders denkbar, als dass die Blätter im frühesten Jugendstadium sich noch nicht körperlich hervorwölben, sondern dass die ersten Theilungen sich in der Ebene der Scheiteloberfläche vollziehen. So ist es bei allen Pflanzen und folglich auch bei den Linarien. Der calottenförmigen Hervorwölbung geht das Stadium des Entwicklungsfeldes auch hier voraus. Dieses Stadium dauert aber bei unseren Pflanzen nur sehr kurze Zeit, eine deutliche Hervorwölbung tritt meist schon ein, bevor das nächste Organ, resp. der nächste Quirl noch in der ersten Anlage überhaupt erkennbar ist, und von der ersten Vorwölbung an oder sehr bald nach Beginn derselben lässt sich auch die Basis des Organes abgrenzen, und damit tritt die thatsächliche Berührung, wie ich sie ausführlich bewiesen habe, in den Vordergrund der Erscheinung.

Wie lange diese Berührung besteht, wann sie wieder gelöst wird, das hängt von mehreren Umständen ab. Zunächst verhalten sich natürlich die Species ganz verschieden. Bei einigen tritt die Streckung der Internodien nicht so frühzeitig ein, wie bei anderen, z. B. *Linaria purpurea*, *Marroccana* und *spuria*. Auch für jede dieser letzteren Species ist der Zeitpunkt der Lösung des Contactes nicht constant. Vergleicht man z. B. mit Quirlstellung versehene Exemplare von *Linaria purpurea* mit einander, so zeigen dieselben nicht immer dasselbe Bild. Oft nämlich ist der Contact zwischen zweitem und drittem Quirl noch deutlich vorhanden — länger pflegt er allerdings nicht zu bestehen — in seltenen Fällen dagegen trifft man Scheitel, an denen selbst zwischen dem ersten und zweiten Quirl keine Berührung mehr stattfindet, wo dieselbe vielmehr gerade eben erst aufgehoben ist. Dann sind aber die jüngsten Blätter, also der erste Quirl, schon recht gross, länger als breit. Dass wir auch für solche Scheitel annehmen müssen, dass die jetzt ohne Contact sich erhebenden Organe ebenfalls mit Contact entstanden seien, folgt daraus, dass, wenn der letztentstandene Quirl noch nicht sehr grosse Hügel zeigt, immer Contact constatirt werden kann. Bei *L. Maroccana* habe ich keine Scheitel gefunden,

bei denen zwischen dem jüngsten und dem zweiten Quirl der Contact bereits gelöst gewesen wäre, aber die Zahl der ferner noch miteinander in Berührung stehenden Quirle schwankte. Jedenfalls geht aus den genannten Thatsachen hervor, dass die verschiedenen Exemplare derselben Art sich in Bezug auf die Dauer, in der der Contact wirkt, recht verschieden verhalten können. Man wird daher folgende Behauptung Winkler's in seiner Mittheilung II nicht ohne weiteres gut heissen können: „Nun tritt aber bei *Linaria purpurea* eine so frühzeitige Internodienstreckung auf, dass der Contact, vorausgesetzt, ein solcher wäre in den allerersten Stadien vorhanden, sehr bald aufgehoben werden müsste. Insbesondere ist das zwischen dem zweit- und drittjüngsten Quirl liegende Internodium zu einer Zeit, wo die Blätter des jüngsten Wirtels die angegebene Grösse haben, erheblich gestreckter, als dies in der Schwendener'schen Figur angegeben." Wir sahen, dass sich verschiedene Exemplare derselben Species in Bezug auf Frühzeitigkeit der Streckung der Internodien, der Lösung des Contactes verschieden verhalten können.

Den Grund für diese Unterschiede haben wir, wie mir scheint, zum grossen Theil in der mehr oder minder kräftigen Entwicklung der Pflanze zu suchen. Ich kann für diese Ansicht folgende Gründe anführen: In den Kulturen von *L. purpurea* und namentlich von *L. Pancici* entwickelten sich einige Exemplare beträchtlich üppiger als die übrigen, sowohl in Bezug auf den ganzen Wuchs als auf die Dicke des Stengels und der Blätter. An den Scheiteln dieser Exemplare standen nun, wie zu erwarten, die jungen Blätter viel dichter, als an den schwächlicheren Vertretern derselben Species, und im Zusammenhang damit liess sich constatiren, dass der Contact bedeutend länger erhalten blieb. Ein ganz gleiches Ergebniss bot der Vergleich der Freilandexemplare von *L. vulgaris* mit den im Universitätsgarten gezogenen Exemplaren dieser Species. Auch hier besassen die normaleren Pflanzen aus der freien Natur kräftigere Scheitel, die Blätter bewahrten längere Zeit ihren Contact. Um so mehr fällt das Ergebniss unserer Untersuchungen ins Gewicht, deshalb, weil wir sogar trotz der ziemlich schwächlichen Entwicklung unserer Kulturen bei sämmtlichen untersuchten Species doch den Contact constatiren konnten. Bei besser entwickelten Exemplaren wird derselbe sicherlich vielfach noch viel deutlicher und leichter festzustellen sein.

Wir sahen also, dass der Contact im ungünstigsten Falle bei

den von uns untersuchten Pflanzen ungefähr nur während der kurzen Zeit einwirkte, die von der Bildung eines Quirles bis zu derjenigen des nächsten verstrich. Lässt sich nun nicht bestimmen, wie viel Zeit zwischen der Bildung zweier Quirle in unserem Falle vergeht? Handelt es sich hier, wie man beim ersten Blick wohl meinen könnte, vielleicht nur um Bruchtheile von Tagen oder Stunden, oder um längere Zeiträume?

Zur Entscheidung der beregten Frage stellte ich folgenden Versuch an. Ich liess am 28. Juni in besonderen Töpfen Samen von *Linaria Maroccana* und *purpurea*, den beiden Species aus unseren Kulturen, bei denen, wie oben gezeigt, der Contact am frühzeitigsten gelöst zu werden pflegt, aussäen und in ganz derselben Weise behandeln, wie die übrigen zur Untersuchung gelangenden Exemplare der genannten Arten. Die Kultur von *L. Maroccana* entwickelte sich folgendermassen: Am 1. Juli zeigten sich bereits die ersten Pflänzchen. Am 2. Juli wurden einige Exemplare präparirt. Sie besassen erst einen Quirl, vom zweiten war noch keine Spur zu sehen. Am 11. Juli zeigten 2 Probeexemplare je 2 Blattpaare, am 26. Juli wieder 2 Exemplare je 4 Quirle. Am 6. Sept. zählte ich an einigen der kräftigsten und blattreichsten Stengel ungefähr 15—16 Quirle, die jüngsten eingeschlossen; die meisten Pflanzen besassen aber viel weniger Wirtel, nur etwa 10. In der Zeit vom 1. Juli bis zum 6. Sept., d. h. in 67 Tagen, waren also höchstens 16 Quirle gebildet, zur Bildung eines einzelnen solchen war daher im Durchschnitt eine Zeit von etwas über 4 Tagen nöthig gewesen. Diese Zahl ist, wie auch die Stichproben vom 11. Juli und 26. Juli beweisen, sicher nicht zu hoch angenommen.

Da nun diese Kultur sich im grossen und ganzen ebenso entwickelte, wie die übrigen, so folgt aus unserem Resultat in Combination mit den obigen Mittheilungen über den Zeitpunkt der Lösung des Contactes, dass bei *L. Maroccana* im ungünstigsten Fall der Contact des jüngsten Blattquirles mit dem nächstälteren mindestens während der Zeit von 4 Tagen erhalten bleibt. Für die Spiralstellungen gilt natürlich im Princip ungefähr dasselbe, nur ist immer statt eines Quirles ein Spiralumlauf zu setzen.

Die Kultur von *Linaria purpurea* ergab ungefähr ähnliche Resultate; nach der Berechnung ist die Dauer des Contactes bei ihr noch etwas länger als bei *L. Maroccana*. Jedoch entwickelten

sich die Exemplare noch ungleichmässiger als bei dieser Species, deshalb will ich die Ergebnisse nicht näher anführen.

Als Gesammtresultat unserer Untersuchungen über den Contact bei den Linarien, *Antirrhinum maius* und *Canarina campanula* können wir aussprechen, dass entgegen der Behauptung Winkler's bei den von ihm als contactlos genannten Pflanzen die jüngsten Blattanlagen im Contact mit einander entstehen. Sämmtliche überhaupt untersuchten Species[1]) zeigten in allen Altersstufen und bei jedem beliebigen Stellungstypus auf Quer- und besonders Längsschnitten Contact, der verschieden lange Zeit, mindestens aber mehrere Tage lang erhalten bleibt, um erst dann durch Streckung der Internodien gelöst zu werden. Und da sich dieses Resultat bei der Untersuchung einer Anzahl willkürlich aus der Winkler'schen Aufzählung herausgegriffener Species ergab, so dürfte sich gegen eine Uebertragung dieser Ergebnisse auch auf die übrigen von ihm untersuchten Pflanzen „ohne Contact“ nicht allzu viel einwenden lassen. Die Behauptungen Winkler's über den Mangel an Contact haben sich also als ganz unzutreffend herausgestellt.

Wie aus den Berührungsstellen der Blattbasen bei der Streckung die Stammoberfläche entsteht, das ist dabei für unsere Frage völlig belanglos. Winkler führt gegen die Theorie des lückenlosen Contactes auch den Grund an, dass sie den Ursprung der eingeschalteten Internodialstücke gänzlich unerklärt lasse. Es bliebe nichts anderes übrig, als anzunehmen, dass der Blattgrund selbst bei Lösung des Contactes das Internodialstück liefere, und diese Vorstellung, die mit der bekannten Delpino'schen Ansicht von der Zusammensetzung des Stammes aus Blattbasen viel Aehnlichkeit habe, sei unhaltbar. Ich verzichte, auf diesen Punkt näher einzugehen, und behalte mir vor, später vielleicht einmal darauf zurückzukommen. Mir genügt es zunächst, den Contact thatsächlich als bestehend festgestellt zu haben. Eine Besprechung der fraglichen Berindungstheorie von entwicklungsgeschichtlichem Standpunkt aus findet man in einer demnächst in den Jahrb. f. wiss. Botan. erscheinenden[2]) Arbeit von F. Tobler „Der Ursprung des peripherischen Stammgewebes“.

Nachdem wir auf den vorhergehenden Seiten uns mit den eigenen Beobachtungen Winkler's beschäftigt und seine Behauptungen als hinfällig erkannt haben, wollen wir nun noch den

1) Mit Ausnahme von *L. triornithophora* s. o.

2) Inzwischen im 1. Heft dieses Jahrganges erschienen.

Litteraturangaben, die er, wie oben erwähnt, den eigenen Untersuchungen voranschickt, eine Berücksichtigung zu Theil werden lassen, soweit dieselben von grösserem Interesse sind oder durch Untersuchungen Winkler's gestützt werden. Einige weniger wichtige Arbeiten übergehe ich, weil ich keine Nachuntersuchungen der betreffenden Objecte vorgenommen habe.

Zunächst möchte ich die Sätze, mit denen Winkler seine Auseinandersetzungen einleitet, nicht so ohne weiteres gutheissen. Er führt eine Stelle aus einer zoologischen Arbeit von Zur Strassen an, in der es heisst, mechanische Factoren müssten, „falls sie wirklich die Formbildung beherrschen, immer wirken und immer in der gleichen Weise". Und da Schwendener zur Erklärung der Blattstellungen einfache mechanische Factoren heranziehe, so genüge bereits ein wohl constatirter abweichender Befund, um das Vertrauen zur mechanischen Theorie für immer zu erschüttern. Deshalb könne man der Meinung Schwendener's nicht beistimmen, dass auf einzelne abweichende Befunde an einigen wenigen Pflanzen kein Gewicht zu legen sei.

Allerdings ist der citirte Satz von Zur Strassen sicher unbedingt richtig für leblose Gegenstände. Mit seiner Anwendung auf lebende Wesen sollte man dagegen sehr vorsichtig sein. Im Plasma, dem Sitze des Lebens, sind denn doch noch Kräfte vorhanden, die sich nicht dem Einfluss physikalischer, mechanischer Kräfte einfach und immer so gesetzmässig unterwerfen, wie dies die todte Materie thut. Man nenne uns ein mechanisch-physikalisches Princip im Thier- oder Pflanzenreich, dass bei allen Vertretern eines grossen Stammes von Lebewesen absolut durchgehends dieselben Folgen zeitigte! Dass z. B. die verschiedenartige Inanspruchnahme eines Stengelorgans die Lagerung der Skelettelemente in der Achse der höheren Pflanzen bedingt, dürfte jetzt allgemein anerkannt sein. Und doch äussert sich die Wirkung dieser mechanischen Kräfte bei Pflanzen, die unter ganz gleichen Bedingungen leben, in recht verschiedenartiger Weise; während die einen eine Anpassung an die Verhältnisse erkennen lassen, die unser Erstaunen erregt, sehen wir bei anderen, dass ohne ersichtlichen äusseren Grund bei weitem nicht ein so hoher Grad in der zweckmässigen Anordnung der Skelettelemente erreicht ist. Es ist also nur bedingt richtig, dass mechanische Factoren, „falls sie wirklich die Formbildung beherrschen, immer wirken" müssten, und „immer in der gleichen Weise".

Dieses Postulat ist daher auch gerechter Weise nicht für eine mechanische Theorie der Blattstellungen zu stellen. Ausnahmen und Besonderheiten beweisen nicht das geringste gegen die Richtigkeit des sonst allgemein geltenden Grundgesetzes, sie bestätigen nur, im Sinne des Sprichwortes, die Regel.

Nach dieser Lage der Dinge ist es also durchaus nicht ausgeschlossen, ja wahrscheinlich, dass einfachere Stellungsverhältnisse, z. B. zweizeilige Anordnung der Blätter, auch einmal durch andere als mechanische Bedingungen, vielleicht Ernährungs- oder Beleuchtungsverhältnisse, zu Stande kommen oder von ihnen beeinflusst werden. Für complicirtere Stellungen ist dies kaum zu erwarten und jedenfalls bisher noch nirgends einwandfrei erwiesen; diese dürften stets durch mechanische Einflüsse zu Stande kommen.

Zu den Ausnahmen, die uns solche einfachen Stellungen zeigen, die ohne Einwirkung von mechanischen Factoren entstehen, rechne ich die Blüthenkolben von *Zea Mays*. Bei diesen besteht die Regelmässigkeit der Blattstellung — falls die Organe nicht überhaupt ganz unregelmässig stehen, was bei gewissen Varietäten vorkommt, — einzig und allein darin, dass die Blüthen resp. Samen in senkrechten Reihen übereinander stehen, so etwa, wie die Seitenwurzeln bei den meisten Gefässpflanzen. Weder die Zahl der Reihen ist constant, noch entstehen die Organe in irgendwie gesetzmässigen Querreihen.

Was die Cacteen anbetrifft, so ist m. E. durch die Versuche Vöchting's (I) erwiesen, dass die Blattbildung nicht von der Rippenbildung abhängt, sondern dass die letztere umgekehrt erst die secundäre, abhängige Erscheinung ist. In Betreff des Mangels oder des Vorhandenseins von Contact vermag ich dagegen noch zu keinem endgültigen Urtheil zu gelangen. Die Figuren Vöchting's nämlich, die sich auf complicirtere Stellungstypen und Uebergänge beziehen, so vor allem No. 2 und 4 auf Taf. 24 und No. 5 auf Taf. 25 lassen einen Contact als höchst wahrscheinlich vermuthen. Die gegentheilige Behauptung Vöchting's ist hervorgerufen durch dieselbe schiefe Auffassung des Contactbegriffes, die auch Winkler zu seinen nicht stichhaltigen Figuren und unrichtigen Vorstellungen geführt haben. Da mir also aus Vöchting's Zeichnungen die Existenz des Anschlusses für gewisse Fälle hervorzugehen scheint, so halte ich eine Nachuntersuchung der Contactverhältnisse bei den Cacteen, vor allem unter Berücksichtigung von Längsansichten für nöthig, trotzdem dass Schwendener selbst bei dreikantigen Cacteen

einen Mangel an Contact gefunden zu haben behauptet. Ich enthalte mich also vorläufig in Betreff dieses Punktes eines abschliessenden Urtheils.

Auf die von Winkler citirten Untersuchungen von Schumann (II) und Raciborski (I, II) möchte ich kurz nur deshalb eingehen, weil Winkler die Resultate dieser Botaniker wenigstens für ein Object, nämlich die Nymphaeaceen, bestätigt. Schwendener (III) hat bereits überzeugend nachgewiesen, dass die Behauptungen Raciborski's über Contactmangel auf falscher Auffassung des Contactes beruhen; er hat auch speciell für Nymphaeaceen selbst das Vorhandensein von Berührung unter den jüngsten Blättern festgestellt und abgebildet. An diesem ganz sicheren Resultat ändert Winkler's Behauptung, dass er an den von Schwendener untersuchten Objecten, nämlich *Nuphar* und *Nymphaea*, niemals solche Bilder habe bekommen können, wie Schwendener ein solches in seiner Figur gebe, gar nichts. Es erscheint mir durchaus nicht ausgeschlossen, dass er, wenn er noch etwas länger gesucht hätte, vielleicht doch noch einmal ein günstiges Präparat erhalten haben würde. Und seine Abbildung 1 auf Taf. I, die einen Scheitel von *Nuphar* andeutet, krankt besonders stark an den Fehlern, die wir oben für seine *Linaria*-Figuren nachgewiesen haben: auch hier vermisst man vor allen Dingen eine Beobachtung der Contactverhältnisse auf den Schrägzeilen, wobei es auf die Berührung der Blattbasen ankommt. Bis auf weiteres ist daher dem Schwendener'schen Nachweis des Contactes mehr Vertrauen entgegen zu bringen.

Noch in Bezug auf eine andere Pflanze, *Linaria spuria*, hatte Winkler eine Arbeit Schwendener's mit einer gegnerischen zu vergleichen. Er stellt die Untersuchung Vöchting's (II) über diese Species und die Erwiderung Schwendener's (IV) vergleichend einander gegenüber und findet, dass der letztere nirgends ein thatsächliches Bestehen des Contactes nachgewiesen habe, sondern immer nur davon spreche, er sei „wahrscheinlich“, während Vöchting bestimmte Angaben und klare Abbildungen gebe, die ob ihrer Bestimmtheit viel mehr bewiesen, als die unsicheren Annahmen bei Schwendener. Demgegenüber ist nun zunächst einzuwenden, dass die Bestimmtheit, mit der etwas behauptet wird, wenn nicht die genügenden Beweise vorliegen, sehr wenig ausschlaggebend ist; andererseits ist es bei schwierigen Fragen oft nur möglich,

etwas als „wahrscheinlich“ thatsächlich nachzuweisen. Und meines Erachtens hätte Winkler zu seiner schiefen Auffassung des Contactes nicht kommen können, wenn er sich Schwendener's Figuren, in denen dieser das Vorhandensein des Contactes als „wahrscheinlich“ nachweist, genau betrachtet hätte. Dass die Blätter sich auch hier nicht mit ihren Querschnittsflächen berühren, sieht schon jeder Nichtbotaniker auf den ersten Blick, die Figuren stimmen überhaupt mit denen Winkler's und Vöchting's völlig überein, wie denn Schwendener selbst behauptet, dass aus Vöchting's Figuren eher auf ein Vorhandensein als auf ein Fehlen von Contact zu schliessen sei. Und da doch nicht anzunehmen ist, dass ein Botaniker, der sich Jahre lang intensiv mit Blattstellungen beschäftigt hat, in diesem Gebiete etwas behaupten wird, was jeder Nichtbotaniker auf den ersten Blick als unrichtig nachweisen könnte, so hätte Winkler wohl auf den Gedanken kommen können, dass sein Begriff vom Contact sich mit dem Schwendener's nicht deckte, dass seine Auffassung des Anschlusses junger Blätter an ältere falsch war. In Betreff der thatsächlichen Contactverhältnisse bei *L. spuria* verweise ich auf die oben mitgetheilten eigenen Untersuchungen an dieser Species.

Was die Florideen anbetrifft, bei denen von mehreren Forschern der Einfluss des Contactes bestritten ist, so finden diese Verhältnisse eine erneute Darlegung in der Arbeit von Seckt (I)[1]).

2. Der Druck.

Auf den Abschnitt, in welchem Winkler den Mangel an Contact zu erweisen sucht, lässt er eine Kritik der „Hilfshypothesen“ folgen, die seiner Meinung nach Schwendener bei der Annahme des unmittelbaren Anschlusses aufstellt. Die Besprechung dieser Auseinandersetzungen werde ich erst in dem Theile meiner Arbeit vornehmen, der über die Grösse der Anlagen handelt; jetzt wende ich mich den Einwänden zu, die Winkler der „Drucktheorie“ macht.

Schwendener hat bereits darauf hingewiesen, dass diese Bezeichnung „Drucktheorie“ nicht glücklich gewählt ist, deshalb weil er selbst bei seiner ganzen Theorie, namentlich bei den Verschiebungen stets mit Druckwirkungen rechnet. Winkler beschränkt dagegen den Begriff nur auf den Druck, der bei der Anlage der

1) Dieselbe wird in einer Abhandlung von Kolderup-Rosenvinge (im 2. Heft dieses Jahrganges der Jahrb. f. wiss. Botan.) einer eingehenden Kritik unterzogen. Ich begnüge mich damit, auf beide Arbeiten hingewiesen zu haben.

jüngsten Organe nach der Ansicht der mechanischen Theorie in Wirkung tritt; wie schon oben bemerkt, hängt diese Frage mit der nach dem Contact auf das innigste zusammen. Von einer besonderen „Drucktheorie“ kann aber eigentlich nicht die Rede sein.

Winkler wendet sich gegen die Auffassung, dass der Druck bei dem Zustandekommen der Blattstellungen irgendwie betheiligt sei. Es handelt sich dabei um einen Druck, welcher von älteren Organen auf den Scheitel von aussen her ausgeübt wird, und welcher die organbildende Thätigkeit des Scheitels an den gedrückten Punkten verhindert. Als typisches Beispiel seien die Axillarknospen genannt, die in ihrer zwischen Achse und Tragblatt eingekeilten Stellung nach Schwendener's Auffassung einem Druck seitens dieser beiden Gebilde ausgesetzt sind.

Winkler macht nun zunächst den Vertretern der mechanischen Theorie zum Vorwurf, dass sie die Existenz des von ihnen supponirten Druckes niemals auch nur versucht hätten nachzuweisen. Man könne sich eine absolut dichte und innige Berührung körperlicher Gebilde auch vorstellen, ohne dass dieselben den geringsten Druck auf einander ausübten. Seine Grundidee, von der er ausgeht, giebt sich in folgenden Worten kund (p. 48): „Wenn Weisse (889, p. 115) meint: »Als Körper von bestimmter Form und Ausdehnung müssen sie (die seitlichen Organe), wenn sie miteinander in Contact treten, gegenseitige Druckwirkungen ausüben«, so ist das entschieden nicht richtig. Es ist sehr wohl innigste Berührung ohne Druckwirkungen denkbar. Gleichgrosse Würfel z. B. sind gewiss auch Körper von bestimmter Form und Ausdehnung, man kann sie aber nebeneinander in die denkbar dichteste Berührung bringen, ohne dass sie irgendwie auch nur die geringsten gegenseitigen Druckwirkungen aufeinander ausübten. Der ganze Druck, den sie ausüben können, wird von der Unterlage getragen. Und auch wenn man sie senkrecht übereinander schichtet, jeder im unmittelbaren Contact mit vier anderen stehend, auch dann üben sie aufeinander nicht den leisesten Druck aus, vorausgesetzt, dass ein jeder fest mit einer tragenden Achse (etwa einer abgerollten Cylinderfläche in unserem Falle) verbunden ist. In dieser Lage befinden sich aber die Blattanlagen als seitliche Ausgliederungen einer Achse.“

Diese Auffassung ist irrig, der Vergleich mit starren Würfeln ist unstatthaft, denn wir haben es in den jungen Blättern nicht mit starren Gebilden, sondern mit wachsenden Organen zu thun; sobald diese sich berühren, müssen sie sich auch in Folge ihres

Bestrebens nach Ausdehnung an der ganzen Berührungsstelle drücken, und zwar mindestens entsprechend der Grösse ihres Turgors, das ist einfach eine physiologisch-physikalische Nothwendigkeit. Es ist daher mit dem Nachweis einer directen Berührung der Flächen zweier junger pflanzlicher Organe zugleich auch die Existenz eines Druckes derselben auf einander erwiesen, es ist gar nicht nöthig, sondern überflüssig, mit Messapparaten eine Prüfung vorzunehmen darüber, ob ein Druck in der That vorhanden ist. Ueberdies erscheint es auch völlig unmöglich, ein noch so feines Messinstrument, das für diesen Zweck etwa construirt werden könnte, zwischen die sich berührenden und drückenden Organe hineinzuschieben, ohne dieselben aufs gröbste zu verletzen.

In günstigen Fällen ist das Vorhandensein des Druckes zwischen den jüngsten Organen auch aus seinen Wirkungen zu erschliessen, aus den Formen der Organe an ihren Berührungsstellen. An dem in unserer Fig. 29, Taf. VIII dargestellten Scheitel einer *Veronica speciosa* z. B. äussert sich die Wirkung des Druckes sehr schön in dem inneren Contour des Blattes I, welcher dort, wo die jüngeren Blätter ihn berühren, deren Umriss entsprechend auffallend gebuchtet ist. Die jungen Blätter haben auf der Oberfläche des älteren Vertiefungen erzeugt, welche nur durch Druck hervorgerufen sein können. Wer diesen einem derartigen Beispiel gegenüber noch leugnet, der müsste geradezu eine prästabilitirte Harmonie in der Pflanze annehmen, welche die einzelnen Organe gerade so genau in einander wachsen lässt, dass sie mit grösster Präcision zu einander passende Eindrücke und Ausbuchtungen erzeugen. Mir erscheint ein so präcises Ineinanderwachsen nichts weniger als wahrscheinlich, für mich ist durch ein Präparat, das die geschilderten Verhältnisse zeigt, die Existenz eines Druckes erwiesen, wenn derselbe auch nicht dynamometrisch gemessen wurde.

Es fragt sich nun, in welchen Fällen ein derartiger Druck seitens älterer Organe von aussen her einen Einfluss auf den Scheitel ausübt, in welchen Stellungstypen dieser Einfluss zu berücksichtigen ist.

Erstens wären da die Florideen mit Spiralstellung anzuführen, für die Schwendener behauptet, dass durch die Berührung seitens der älteren Blätter der Stengel an bestimmten Punkten verhindert werde, auszusprossen. Diese Frage hat neuerdings H. Seckt in

der bereits oben (p. 452) citirten Arbeit einer Untersuchung unterzogen. Ich gehe daher darauf nicht weiter ein.

Ferner sind hierher zu stellen die Axillarknospen, bei denen die Achse und das Tragblatt oben und unten auf den Scheitel drücken, sodass ein Druckminimum zu beiden Seiten entsteht, wodurch die Anlage zweier seitlicher Blätter bedingt wird. Gegen die Bedeutung des Druckes in diesem Falle macht Winkler geltend, dass Schumann (I) und Vöchting (II) Beispiele aufgewiesen hätten, in denen die Axillarknospen vollkommen frei in der Achsel des Tragblattes entständen, wo also ein Druck völlig ausgeschlossen sei. In Betreff der Angaben Schumann's enthalte ich mich des Urtheils; ich halte eine Nachuntersuchung unter Berücksichtigung der jüngsten Stadien für wünschenswerth. Und was Vöchting's Behauptungen über die Axillarknospen von *Linaria spuria* anbelangt, so hat derselbe sein Augenmerk, wie schon Schwendener bemerkt, wahrscheinlich auf zu alte Stadien gelenkt. Ich habe in Uebereinstimmung mit Schwendener bei *Linaria spuria* stets die jugendlichen Axillarknospen bis zur Anlage der ersten Blatthügel in sehr schönem Contact mit Achse und Tragblatt gefunden, wie dies auch auf unseren Fig. 20 und 30, Taf. VII und VIII in unzweideutiger Weise ersichtlich ist. Allerdings wird der Contact nicht lange nach der Anlage der ersten Blätter aufgehoben, dann ist aber die Stellung der Organe bereits fixirt. Das Gleiche konnte ich auch bei einigen anderen der von mir untersuchten Linarien und bei *Antirrhinum maius* constatiren, während Winkler das Gegentheil behauptet.

In ganz ähnlicher Lage wie bei den Axillarknospen befindet sich der Vegetationspunkt oft bei einer Blattstellung nach decussirten Paaren, hier tritt nur an Stelle der Achse das eine Blatt des zweigliedrigen Quirles. In solchen Fällen können, wie Weisse (1894, p. 285) das des Näheren ausgeführt hat, die beiden Blätter des letzten Quirles den Scheitel drücken, sodass er die Form einer Ellipse annimmt. Ein solcher Druck darf daher z. B. auch bei dem in Fig. 14, Taf. VII dargestellten Scheitel angenommen werden. Und dasselbe gilt auch für mehrgliedrige Quirle. Wenn der Contact ein so inniger ist, dass die Blätter sich an den Vegetationspunkt mit ihren Flächen anlegen, so werden sie auch einen gewissen Druck auf ihn ausüben. Unsere schon oben erwähnten Fig. 2, 5 und 16, Taf. VII zeigen derartige Fälle. Auch bei Spiralstellungen ist ein Einfluss eines Druckes von aussen auf den Scheitel sicher oft genug vorhanden.

Was die nicht messbare Grösse des erschlossenen Druckes anbetrifft, so ist es durchaus nicht nöthig, dass dieselbe einen sehr beträchtlichen Werth erreicht. Winkler kann es sich nicht denken, dass so kleine Druckkräfte, wie sie die jungen Organe auf den Scheitel ausüben könnten, im Stande wären, den Scheitel an der Organbildung zu verhindern. Dazu gehören seiner Meinung nach viel beträchtlichere Kräfte. Er behauptet, die mechanische Theorie setze als nothwendige Bedingung voraus, dass jeder Punkt des Scheitels bestrebt sei, neue Organe zu bilden, und meint, dass ein solches Bestreben nur durch grosse äussere Kräfte unterdrückt werden könne. Ein solches Bestreben nach allseitiger Blattbildung ist aber durchaus nicht Voraussetzung der mechanischen Blattstellungstheorie, es ist ein Bestreben nur in soweit vorhanden, als der Scheitel von Zeit zu Zeit in die Lage kommt, überhaupt neue Blätter hervorzuwölben. Wird er dabei von aussen an bestimmten Stellen gedrückt, während an anderen Stellen nichts im Wege steht, so ist es, da er an sämmtlichen Stellen die Befähigung besitzt, sich hervorzuwölben, klar, dass er die günstigsten Stellen zur Anlegung bevorzugt, und es wäre sonderbar, wenn er das nicht thäte. Er hat es ja gar nicht nöthig, den Druck, der auf ihn ausgeübt wird, zu überwinden, er weicht dem Druck einfach aus, da ja Platz genug da ist, so dass er seinem Bestreben nach der Erzeugung von Organen an den druckfreien Stellen genüge leisten kann. Man könnte so dem Vegetationspunkt gleichsam einen gewissen Tastsinn, ein Empfindungsvermögen gegen Druck zuschreiben, ein Vermögen, welches sich darin äussert, dass er die ringsum vorhandene Fähigkeit zur Organbildung entsprechend den einwirkenden Drucken auf bestimmte Punkte einschränkt. Dass dazu der Druck, der von aussen einwirkt, gar nicht sehr gross zu sein braucht, ist nach dem Gesagten einleuchtend.

Dazu kommt andererseits, dass der Druck auch in der That nicht so übermässig klein sein dürfte, wie Winkler anzunehmen scheint, da sich die wachsenden Organe jedenfalls doch, wie schon oben bemerkt, mit der Grösse ihres Turgors auf einander pressen, der in den lebenden Zellen der jungen Gewebe stets mehrere Atmosphären beträgt. Nehmen wir z. B. an, dass der Turgor etwa 5 Atmosphären betrüge, so ist der mechanische Druck, der auf 1 qcm Fläche ausgeübt wird $= 5 \cdot 1{,}033$ kg $=$ ca. 5 kg. Da die Berührungsfläche der jungen Organe allerdings nur einen kleinen Bruchtheil eines qcm, ja nur Bruchtheile eines qmm umfassen, so

ist dementsprechend natürlich der absolute mechanische Druck, den ein junges Blatt auf den Scheitel vermöge seines Turgors von fünf Atmosphären ausübt, beträchtlich kleiner. Berühren sich z. B. zwei junge Blätter auf einer Fläche von $^1/_{100}$ qmm, was ungefähr den Grössenverhältnissen am Scheitel in vielen Fällen entsprechen mag, so beträgt der Druck zwischen den Organen nur etwa $^1/_2$ gr. Diese Grösse erscheint aber nur dem unbeträchtlich, welcher die Kleinheit der Fläche nicht berücksichtigt; es ist stets nothwendig, wenn man einen Begriff von der Grösse eines Druckes gewinnen will, sich nicht an den absoluten Werth desselben zu halten, sondern ihn auf seine relative Grösse, auf die Flächeneinheit umzurechnen. Dann sieht man sofort, dass der Druck durchaus nicht ein unbeträchtlicher ist, bei einem Druck von 5 Atmosphären, wie erwähnt, ca. 5 kg pro qcm, und man wird zugeben müssen, dass der Scheitel durch so bedeutende Kräfte wohl beeinflusst werden kann, und dort, wo der Turgordruck durch Berührung von aussen einwirkt, auch sicher beeinflusst wird.

Wir kommen nun zur Betrachtung der Fälle, wo nicht ein Druck von aussen her von einem älteren Organ in der Weise auf den Vegetationspunkt ausgeübt wird, dass der letztere von dem Organ berührt und an der betreffenden Stelle am Aussprossen verhindert wird. Es fragt sich, wie sich dann die mechanischen Bedingungen gestalten. Hierher zu rechnen sind alle Fälle, die nicht zu den soeben besprochenen gehören, also alle Quirl- und Spiralsysteme, bei denen die einzelnen Blätter in einem solchen Winkel von der Achse abgehen, dass sie mit ihrer Fläche den Stengel weiter oben gar nicht mehr berühren. Hierher würden z. B. die Pflanzen zu stellen sein, deren Scheitel in unseren Fig. 12, 17 und 20, Taf. VII dargestellt sind. Die jungen Blätter werden hier vom Scheitel so angelegt, dass sie sich mit den Rändern ihres Umfangs auf die Ränder je zweier älteren Blätter herauflegen, wie wir dies oben bei der Besprechung des Begriffes „Contact" ausführlich auseinandergesetzt haben. Von einer mechanischen Beeinflussung des Scheitels seitens der älteren Blätter, von einem äusseren Druck der letzteren ist dabei gar nicht die Rede. Der Scheitel ist also nirgends am Umfange verhindert, Blätter zu erzeugen. Das System der schon gegebenen Blätter beeinflusst aber diese blattbildende Thätigkeit des Scheitels, indem sie die Orte bestimmt, an welcher der Scheitel bei möglichster Raumausnutzung die neuen Organe anlegen muss, und diese Orte sind die Lücken

zwischen den vorhandenen Blättern, welche am weitesten vom Centrum des Scheitels entfernt sind.

Wenn in diesen Fällen zwar bei der Anlage der jungen Blätter kein von aussen erfolgender Druck regulirend auf die Fläche des Vegetationspunktes einwirkt, so muss doch unter gewissen Umständen ein innerer Druck, eine Spannung angenommen werden, welche seitens der Basis des sich vorwölbenden Blattes auf die Umgebung ausgeübt wird. Die Anzeichen einer solchen Spannung sind manchmal direct mikroskopisch wahrnehmbar. Zum Beweise dessen wollen wir den in unserer Fig. 31, Taf. VIII dargestellten Scheitel einer *Linaria purpurea* ins Auge fassen. Derselbe zeigt als jüngste Organe drei in einem Quirl stehende Blätter, die bereits eine solche Grösse erreicht haben, dass sie den Scheitel etwas überragen und durch den Schnitt, der ganz dicht über die Oberfläche des Scheitels hingegangen ist, in ihrem oberen Theil abgeschnitten sind. Wie mit der Mikrometerschraube leicht festgestellt werden konnte und auch aus der Zeichnung hervorgeht, berührten die Blätter weder mit ihrer Querschnittsfläche, noch in einer tieferen Ebene den Scheitel so, dass sie ihn hätten von aussen drücken können. Das ungefähre Profil eines radialen Längsschnittes, der durch die Mediane eines Blattes gelegt gedacht ist, ist in der Fig. 32, Taf. VIII angedeutet. Unser Querschnitt wurde nun in der Weise gezeichnet, dass Zelle für Zelle in richtiger Grösse mit dem Abbe'schen Zeichenapparat aufgetragen wurde. Natürlich ergiebt sich hierbei an den Rändern des centralen Hügels, wo sich derselbe zum Blattwinkel herabsenkt, eine perspectivische Verzerrung der Umrisse der Zellen; an den Stellen, die genau im Grunde des Blattwinkels liegen, erblicken wir die Zellen in ihrer richtigen Gestalt, da wir senkrecht von oben auf sie heraufschauen, wie auf die Mitte des Scheitels. Und da ergiebt sich nun, dass die Zellen an diesen Stellen nicht isodiametrisch sind, wie an den übrigen Punkten des Vegetationskegels, sondern, dass sie in tangentialer Richtung gestreckt sind. Die Messung ergab, dass der radiale zum tangentialen Durchmesser, Breite : Länge sich bei vielen dieser Zellen verhielt wie 1 : 5, ja in einzelnen Fällen wie 1 : 6. Die Zellen machen ganz den Eindruck, als ob sie durch einen Druck, der von der starken Emporwölbung des Blattes herrühre, in radialer Richtung zusammengedrückt und abgeplattet seien. An den Punkten der Scheitelperipherie, an denen keine Blätter stehen, also an den Stellen zwischen den drei Blättern, besitzen, wie aus der Figur hervor-

geht, die Zellen im Gegensatz zu den Blattwinkeln isodiametrische Gestalt. Wenn ich nun auch nicht annehme, dass die in radialer Richtung abgeflachte Beschaffenheit der Zellen am Grunde der Blattwinkel davon herrühre, dass die Zellen zu dieser Gestalt zusammengedrückt seien, so meine ich doch, dass dieses Aussehen auf Spannungen in der Richtung des Radius hinweist, dass beeinflusst von diesen Spannungen die Zellen durch Wachsthum diese ihre Gestalt, ihre Ausdehnung in der Richtung senkrecht zum Druck angenommen haben; auf jeden Fall ist das Gewebe in diesen Gegenden durch die Nähe des Blattes, durch die starke Emporkrümmung der Oberfläche bedeutend beeinflusst und in Bezug auf die Fähigkeit zur Blattbildung modificirt. Soweit, wie diese nicht isodiametrischen Zellen sich ausdehnen, ist die Einflusssphäre des betreffenden Blattes zu rechnen.

Ganz ähnliche Modificirungen des isodiametrischen Zellumfanges, die auf inneren Druck oder auf Beeinflussung seitens eines in der Nähe stehenden Organes hinweisen, findet man auch auf Längsschnitten, und sie werden uns in Bezug auf das vorhin beim Contact Gesagte in manchen Fällen zu besserem Verständniss verhelfen. In dem ganzen Umfang des Blattgrundes zeichnen sich nämlich manchmal, soweit die Krümmung zu einer Spannung führt, die Zellen durch die erwähnte Deformirung aus; mit Hilfe dieser abgeflachten Zellen ist es dann möglich, den Umfang, den die Basis eines Blattes einnimmt, gegen die Stengeloberfläche einigermassen abzugrenzen. Und wie wichtig eine Abgrenzung der Blattbasen bei der Constatirung des Contactes ist, folgt unmittelbar aus dem von uns entwickelten Begriff des Contactes. Wie die Blattbasis sich auf die eben angedeutete Weise schön begrenzen lässt, geht aus unserer Fig. 33, Taf. VIII deutlich hervor. Dieselbe stellt das jüngste Blatt unserer Fig. 10, Taf. VII mit seiner nächsten Umgebung, den Basen der Blätter 2 und 3 dar. Wie ersichtlich, besitzen die Zellen an der Basis des jungen Blattes eine tangential gestreckte Gestalt. Mit Hilfe derselben lässt sich seine untere Grenze ganz gut bestimmen.

Dass diese besondere Gestalt der Zellen im Blattwinkel mit einem Druck in Folge der starken Krümmung zusammenhängt, sieht man vielleicht am besten auf Längsschnitten, die in der Mediane eines jungen Blattes geführt werden. In unserer Fig. 34, Taf. VIII z. B., die den oberen Blattwinkel des Blattes 2 aus unserer Fig. 24, Taf. VIII stärker vergrössert darstellt, sieht man, dass im Grunde

der Ansatzstelle des Blattes die Wände der Epidermiszellen keilförmig nach aussen convergiren.

Um also noch einmal meine Ansichten über den Einfluss des Druckes auf das Zustandekommen der Blattstellung kurz zusammenzufassen, so glaube ich, dass ein Druck von aussen seitens älterer Organe auf den Scheitel hindernd nur in gewissen Fällen, bei den Florideen, den Axillarknospen und bei Quirl- seltener auch bei Spiralstellungen einwirkt oder wenigstens einwirken kann, dass dagegen in vielen Fällen, nämlich immer dann, wenn die jungen Organe in mehr oder minder grossem Winkel von der Stengeloberfläche divergiren, der äussere Druck fehlt und statt dessen oft innere Spannungen, die sich in der Gestalt der Zellen äusserlich markiren, einen Einfluss ausüben.

Dass die Abschätzung solcher Spannungsunterschiede und überhaupt die Abschätzung von Druckdifferenzen eine sehr missliche Sache und einwandfrei schwer durchzuführen ist, will ich gar nicht bestreiten. Deshalb gehe ich auch auf die Einwürfe Winkler's in diesem Punkte und auf den von ihm behaupteten circulus vitiosus bei der Beurtheilung von Druckunterschieden nicht näher ein. Wenn ich ihn recht verstehe, meint er selbst, dass nur bei fehlerhafter Anwendung des von Rosenplenter angegebenen Verfahrens sich ein circulus vitiosus einstelle, bei richtiger und vorsichtiger Durchführung dürfte kaum etwas Principielles gegen das Verfahren Rosenplenter's einzuwenden sein.

Die Angaben Wetterwald's über die Axillarknospen bei Euphorbien vermag ich aus Mangel an eigenen Nachuntersuchungen nicht zu beleuchten. Ich halte eine Nachprüfung aus den mehrfach klargelegten Gründen für erwünscht.

Ebenso wenig möchte ich jetzt schon auf die Druckexperimente eingehen, durch welche Winkler zu beweisen sucht, dass die Blattstellung durch einen künstlich von aussen her ausgeübten Druck sich nicht beeinflussen lasse. Da Winkler erst im zweiten Theile seiner Arbeit Näheres darüber mitzutheilen verspricht, so verschiebe ich eine eventuelle nähere Besprechung auf später. Bemerken möchte ich nur kurz, dass ich solchen Versuchen, wie den beiden von Winkler dargestellten, sehr skeptisch gegenüber stehe. Bei dem einen Versuch wird ein *Helianthus*-Keimling von aussen in der Gegend des Scheitels gepresst. Wie ein solcher Druck sich vertheilt auf die schon vorhandenen Blätter und den Vegetationspunkt,

dürfte äusserst schwer zu beurtheilen sein, namentlich aber müsste sicher festgestellt werden, ob vor Einwirkung des Druckes auf den Scheitel die Blätter, auf deren Stellung Werth gelegt wird, nicht schon, wenn auch nur in der ersten Anlage, vorhanden sind. Dann hat natürlich ein Drücken wenig Zweck, und ein negativer Erfolg beweist gar nichts. Doch über die Art der Feststellung dieses wesentlichen Punktes wird ja wohl der zweite Theil nähere Aufschlüsse bringen.

II. Die Grösse der Anlagen und die Raumverhältnisse.

„Nachdem wir gesehen und als Grundgesetz anerkannt haben, dass die Organe am Stammscheitel sich stets unmittelbar aneinander anschliessen, kann bei Annahme einer approximativen Uebereinstimmung derselben in Form und Grösse ihre wechselseitige Entfernung nicht mehr unserem Belieben anheimgestellt werden" (Schwendener I, p. 55). Als zweites Regulativ des Anschlusses der jungen Blätter an die älteren wird in diesem Satze die relative Grösse derselben bezeichnet. Ist dieselbe gegeben, so erfolgt, da Contact immer vorhanden ist, eine ganz bestimmte Auflagerung der neuen Blätter auf die älteren; ändert sich die relative Grösse der Anlagen, werden dieselben z. B. plötzlich verhältnissmässig grösser, so ist damit eine Aenderung in der Stellung der Anlagen verknüpft.

Die relative Grösse der Anlagen, d. h. das Verhältniss des Organdurchmessers zum Umfang des Scheitels an der betreffenden Stelle ist nun, wie Schwendener erklärt, „für die gleichnamigen Organe eines Sprosses (Laubblätter, Bracteen, Blüthen etc.) nahezu constant, ändert sich aber in der Regel beim Uebergang zu ungleichnamigen Organen".

Dass diese Behauptung von der Constanz des Grössenverhältnisses im allgemeinen zutrifft, dürfte kaum bezweifelt werden. Man braucht sich nur ein beliebiges Object mit regelmässiger Spiralstellung, etwa einen Coniferenzweig, anzusehen, um zu constatiren, dass die Insertionsstellen der Blätter immer verhältnissmässig den gleichen Raum am Stengel einnehmen.

In manchen Fällen ist aber, wie Schwendener das selbst betont, das Verhältniss von Blatt zum Gesammtumfang nicht so constant, wie gewöhnlich. Es kommt vor, dass in der vegetativen Region die ersten Blätter eine beträchtliche Grösse besitzen, dass

sie dann, je höher wir an der Achse heraufgehen, immer kleiner werden, während die Achse im wesentlichen denselben Umfang beibehält. Das beste Beispiel hierfür liefern wohl die Hüllblätter der Compositenköpfchen. Näher brauche ich darauf nicht einzugehen, diese Verhältnisse sind ja bekannt genug. Tritt ein solches Schwanken in der relativen Grösse der Anlagen ein, so hat dasselbe eine Aenderung in der Blattstellung zur Folge. Das ist die Schlussfolgerung der mechanischen Theorie.

Eine secundäre und für diese Schlussfolgerung gar nicht in Betracht kommende Frage ist es nun, wie solche Schwankungen zu Stande kommen können, welche von den beiden Componenten in ihrer absoluten Grösse die beständigere ist, ob die Achse einer gegebenen Species im allgemeinen z. B. in der vegetativen Region immer annähernd denselben Umfang hat, oder ob die Blätter in dieser Beziehung beständiger sind. Daraus ergeben sich natürlich zwei Möglichkeiten: Nimmt z. B. das Verhältniss von Organ zum Umfang ab, so kann dies entweder dadurch geschehen, dass die Achse ihre Grösse beibehält und die Blätter kleiner werden, oder dadurch, dass umgekehrt bei constanter Grösse der Blätter der Umfang des Stammes sich vergrössert.

Für die Anschlusstheorie ergiebt sich in beiden Fällen genau dasselbe. Weisse erklärt, dass in vielen Fällen die Grösse der Blattanlagen das Constantere ist. Wenn aber bewiesen wird, dass andere Species sich umgekehrt verhalten, so ist das ein Ergebniss, das sicherlich nicht des Interesses entbehrt; aber dass damit irgend etwas gegen die mechanische Theorie der Blattstellungen bewiesen würde, kann in der That niemand behaupten, der in die Grundideen der mechanischen Anschlusstheorie genügend eingedrungen ist. Am Schlusse einer längeren Beweisführung kommt Winkler zu dem Resultat: „Ich denke, diese Beispiele werden genügen, um zu beweisen, dass die Hilfshypothese der mechanischen Theorie unrichtig ist, welche besagt, dass zwar die Grösse des Scheitelumfanges bedeutenden Schwankungen unterworfen ist, nicht aber die gleichnamiger Anlagen." Da aus meinen Auseinandersetzungen unmittelbar folgt, dass von einer „Hilfshypothese der mechanischen Theorie" hier gar nicht die Rede sein kann, so ist es ganz überflüssig, auf die Beweise, die Winkler im speciellen gegen dieselbe vorbringt, näher einzugehen.

Nach der Bekämpfung dieser vermeintlichen „Hilfshypothese" wendet sich Winkler nun aber gegen den wirklichen Kernpunkt,

nämlich gegen die Bedeutung der relativen Grösse der Anlagen für das Zustandekommen der Blattstellungen. Schwendener betrachtet, wie aus unseren obigen (p. 461) Citaten hervorgeht, die relative Grösse der Anlagen neben dem Contact als zweites Regulativ der Blattstellungen. Auf die Einwände in dieser Richtung wird es sich daher verlohnen näher einzugehen.

Schwendener behauptet: Wenn Stellungsänderungen auftreten, so sind dieselben stets zurückzuführen auf Aenderungen in der relativen Grösse der Anlagen. Damit ist aber noch nicht gesagt, dass umgekehrt immer ein Schwanken in der relativen Grösse eine Stellungsänderung zur Folge haben muss. Bei Spiralstellungen ist dies allerdings in der That der Fall, insofern, als jede kleine Zunahme oder Abnahme in der relativen Grösse der Blätter auch von einer kleinen Aenderung der Divergenz begleitet ist, ein Wechsel in den Contactzeilen tritt aber natürlich erst ein, wenn die Zu- oder Abnahme der Organgrösse einen beträchtlicheren Werth erreicht. Bei Quirlstellungen wird eine Aenderung der Divergenz, der Zahl der Quirlglieder überhaupt nur durch ein beträchtlicheres Schwanken in der relativen Grösse verursacht, worauf wir später noch zurückkommen.

Vor allen Dingen aber bezieht sich die Behauptung, dass Stellungsänderungen bedingt seien durch Schwankungen in der relativen Grösse der Anlagen, selbstverständlich nur auf eine gegebene Achse. Für das Zustandekommen und die Verschiedenheiten der Blattstellung an verschiedenen Pflanzen kommt der Einfluss der relativen Grösse erst in zweiter Linie in Betracht, in erster Linie dagegen der Unterbau, der in der Stellung der älteren Blätter gegeben ist. Zeigt z. B. eine Pflanze sechsgliedrige Quirle, so wird der Scheitel, da er die jungen Blätter unter Contact immer auf die Lücken zwischen zwei älteren Organen herauflegt, natürlich so lange weiter sechsgliedrige Quirle erzeugen, als die Anlagen ihre relative Grösse beibehalten. Besteht dagegen der Unterbau in viergliedrigen Quirlen, so erzeugt der Scheitel weiterhin solche, wie ihm dies durch die Stellung der vorhandenen Blätter vorgeschrieben ist. Dabei ist es nun sehr wohl möglich, dass in diesen beiden Fällen die relative Grösse der Anlagen, ihr Verhältniss zum Umfang genau den gleichen Werth besitzt, dass also trotz der Gleichheit der relativen Grösse der Anlagen eine verschiedene Stellung resultirt. Zwei solche Fälle reproducire ich nach den Fig. 27 und 29 der Arbeit Winkler's, in meinen Fig.

35 und 36, Taf. VIII, mit der Aenderung, dass ich in meiner Fig. 36 den zweitältesten Quirl meinerseits hinzugezeichnet habe, so wie er analog dem in Fig. 35 ungefähr zu vermuthen ist. Wie Winkler betont, ist in beiden Figuren, die von derselben Species *Linaria purpurea* herrühren, die relative Grösse der Anlage in Bezug auf den Scheitel genau die gleiche. Nach dem Princip des Contactes ist selbstverständlich bei dem einen Scheitel die Anlage eines viergliedrigen, bei dem anderen die eines sechsgliedrigen Quirles erfolgt. Ich möchte wissen, wie die mechanische Theorie sich mit diesen Thatsachen auch nur im geringsten Widerspruch befinden soll! Es ist doch einfach undenkbar, dass z. B. in Fig. 35, Taf. VIII der Scheitel sechsgliedrige Quirle bildet. Wenn Winkler also aus der oben angeführten Behauptung der mechanischen Theorie, dass immer Stellungsänderungen mit Aenderungen in der relativen Grösse der Anlagen verknüpft sind, schliessen zu dürfen meint (p. 39): es „müssen offenbar dieselben relativen Grössen — bei ein- und derselben Species — immer die gleichen Stellungsverhältnisse im Gefolge haben, und verschiedene relative Grössen müssen verschiedene Stellungen ergeben", so können wir diese Schlussfolgerung nur als ganz unberechtigt, ja als direct falsch bezeichnen. Bei den verschiedenen Exemplaren richtet sich der Scheitel bei der Anlegung der neuen Blätter vielmehr in erster Linie nach der Stellung der älteren, nach dem Unterbau.

Es fragt sich nun, wann tritt bei einem und demselben Exemplar eine Stellungsänderung ein, welche Variation in der relativen Grösse der jungen Blätter zwingt den Scheitel zu einer solchen Aenderung. Um uns dies zu veranschaulichen, greifen wir wieder zu einem einfachen Beispiel, dem eines mehrgliedrigen, etwa vierblättrigen Quirles. Es ist klar, dass der Scheitel bestrebt ist, in jeder Lücke zwischen je zwei älteren Blättern ein Blatt anzulegen, und er wird dieses Bestreben so lange ausführen, als in der Lücke gerade ein Organ Platz hat. Dabei kann aber selbstverständlich die Grösse des Organs in ziemlich grossen Grenzen variiren, es kann so klein sein, dass es mit seinen Rändern gerade noch die Ränder der älteren Organe zu beiden Seiten berührt, und andererseits so gross, dass es mit dem Nachbarorgan desselben Quirles in der Mitte über dem Blatt des älteren Quirles nahezu zusammenstösst.

Eine Stellungsänderung tritt in unserem Falle erst dann ein, wenn entweder die Lücke zwischen je zwei älteren Organen so gross, resp. die neu entstehende Anlage so klein ist, dass eine

Anlage die Lücke nicht ausfüllt; dann finden 2 Organe in derselben Platz; oder, wenn die Organe zu gross werden für die Lücke, so muss eines ausfallen, resp. in einem beträchtlich höheren Niveau entstehen, da der Raum dann nicht mehr für alle 4 Organe genügt. Für den ersten dieser beiden Fälle möchte ich wenigstens ein Beispiel schon jetzt anführen. Bei *Linaria purpurea* findet man ziemlich häufig an Stengeln, die unten decussirte Paare tragen, einen plötzlichen Uebergang zu alternirenden viergliedrigen Quirlen. Der erste derselben entsteht dann niemals so, dass die vier Blätter über denen der beiden nächstälteren zweigliedrigen Quirle zu stehen kommen, sondern stets in der Diagonalstellung. Es gelang mir, diesen anormalen Stellungswechsel auch am Scheitel aufzufinden. Das betreffende Präparat ist in der Fig. 37, Taf. VIII dargestellt. Da sieht man nun sofort, dass die Stellungsänderung begleitet oder vielmehr bedingt ist durch eine plötzliche Abnahme der Grösse der Anlagen im Verhältniss zum Umfang. Denkt man sich, dass entsprechend der Fortsetzung der bisherigen Stellung über den Blättern des Paares I I je eine von den jungen Anlagen stände, so würde dieselbe die Lücke, welche sich zwischen den Blättern II II am Scheitel öffnet, lange nicht ausfüllen. Es ist vielmehr für die viel kleineren jungen Anlagen in jeder Lücke so viel Platz vorhanden, dass bequem zwei Organe nebeneinander in den Lücken Raum finden. Die Stellungsänderung ist also bedingt durch die Aenderung in der relativen Grösse der Organe. Einen ganz analogen Fall fand ich noch einmal bei einem Exemplar von *Linaria Maroccana*, welches in Fig. 38, Taf. VIII dargestellt ist.

Bei solchen Stellungsänderungen — weitere Beispiele hierzu folgen noch bei Besprechung der Winkler'schen Figuren — zeigt sich nun auf das evidenteste, dass der Scheitel an sämmtlichen Punkten seiner Oberfläche befähigt ist, Blätter zu erzeugen, denn er bildet sie in solchen Fällen nicht an den Stellen, in denen man nach der Fortsetzung der vorherigen Stellung die neuen Anlagen erwarten sollte, sondern an den Punkten, wo die in ihrer Grösse veränderten Organe am besten Platz finden. Und damit kommen wir zur Besprechung der zweiten „Hilfshypothese“, in deren Bekämpfung Winkler dem Vegetationspunkt die Fähigkeit zu allseitiger Organbildung abspricht.

Winkler behauptet nämlich im Anschluss an seine Ausführungen über den Contact, wenn Schwendener als die eine gegebene Grundlage seiner Theorie den unmittelbaren Anschluss

der Anlagen hinstelle, so lägen dieser Annahme einige Hilfshypothesen — er zählt deren drei auf — zu Grunde. Schwendener verwahrt sich in seiner Erwiderung gegen die Bezeichnung der von Winkler aufgeführten Sätze als „Hilfshypothesen“ und hält die durch sie bezeichneten Dinge für entwicklungsgeschichtliche Thatsachen.

Eine ausführliche besondere Besprechung widmet Winkler nur der zweiten „Hilfshypothese“. Dieselbe besteht nach ihm in Folgendem (p. 17): „Weiterhin ist die Annahme nöthig, dass auf dieser Zone (sc.: die zur Neubildung von Organen befähigt ist) an und für sich ein jeder Punkt nicht nur die Fähigkeit, sondern auch das Bestreben hat, zum Bildungscentrum einer Anlage zu werden; dass also diese Zone sich als ring- bezw. spiralförmiger Wulst um den Vegetationskegel herumwölben würde, wenn dieses Bestreben nicht durch die angrenzenden, in die Neubildungszone hineinreichenden älteren Anlagen auf gewisse, zwischen ihnen liegende Felder localisirt würde.“

Demgegenüber muss zunächst in allgemeiner Hinsicht zweierlei eingewandt werden; erstens nämlich, dass die Anschlusstheorie als wesentlich nur annimmt, dass jeder Punkt der Oberfläche des Scheitels befähigt sei zur Aussprossung, im Gegensatz zur idealistischen Anschauung, welche auf ganz bestimmte Punkte diese Fähigkeit beschränkt wissen will. Ein Streben, eine Tendenz zum allseitigen Auswachsen braucht durchaus nicht vorhanden zu sein und angenommen zu werden. Aus den von Winkler citirten Stellen, in welchen Weisse von einem Streben oder einer Tendenz spricht, scheint mir durchaus nicht hervorzugehen, dass Weisse speciell die Tendenz des Scheitels zum allseitigen Auswachsen habe betonen wollen, er hat wohl den von Winkler herausgefundenen Unterschied zwischen Bestreben und Fähigkeit als unwesentlich vernachlässigt und beide Begriffe abwechselnd angewandt. Für mich liegt ein Bestreben des Scheitels, wie oben des Näheren ausgeführt wurde, nur insofern vor, als er Blätter erzeugen muss; zu der Erzeugung derselben ist er an allen Punkten befähigt, soweit dieselben nicht durch Druck oder Stellung der älteren Blätter beeinflusst sind (s. oben p. 456).

Fernerhin muss die Folgerung, die Winkler an die von ihm formulirte Annahme schliesst, die Vorstellung eines sich hervorwölbenden Wulstes, als durchaus unzutreffend bezeichnet werden. Dass der Scheitel jemals eine wulstartige Hervorwölbung bilden

könne, ist Schwendener nie eingefallen, irgendwo auch nur anzudeuten; es wäre das eine ganz abenteuerliche Vorstellung; es ist vielmehr eine gegebene Thatsache, dass der Scheitel stets Blätter von bestimmter Form und Grösse erzeugt. Wären also keine älteren Blätter vorhanden und der Scheitel deshalb in seiner Blattbildungsthätigkeit unbeschränkt, so würde er, dies wäre die voraussichtliche Annahme der Anschlusstheorie, zunächst an beliebigen Stellen Blätter erzeugen, es würde also eine unregelmässige Stellung der Glieder aber nicht ein Wulst resultiren. Die von Winkler als zweite Hilfshypothese bezeichnete Annahme lautet also in richtiger Fassung, so wie sie im Sinne der Anschlusstheorie formulirt werden kann, folgendermaassen: Jeder Punkt der blattbildenden Zone ist befähigt, zum Bildungscentrum einer Anlage zu werden.

Damit, dass alle Stellen des Vegetationspunktes fähig sind, sich hervorzuwölben und an der Blattbildung Antheil zu nehmen, ist nun aber noch lange nicht gesagt, dass sie das auch wirklich alle thun. Es ist ja doch Thatsache, dass vielmehr stets, bei jedem beliebigen Blattstellungstypus gewisse Stellen sich nicht vorwölben, nämlich die ungefähr viereckigen Partien der Stengeloberfläche, die immer rings von vier Basen der umstehenden Blätter eingeschlossen sind. Es tritt nur in der Gegend ein Höcker hervor, welche nach der Stellung der nächstunteren Blätter und der Grösse der Anlagen sich bestimmen lässt, so wie es nach dem Anschluss, nach dem Contact bei gegebener Grundlage und bei der betreffenden Grösse der Anlage nothwendig der Fall ist.

In diesem Sinne muss daher auch die Vorstellung Schumann's (I), der den Vegetationskegel vergleicht mit einer „halbplastischen Masse, die alle Ecken ausgiesst", beschränkt werden, wenigstens, soweit es die vegetative Region betrifft. Der Scheitel „wuchert nicht", wie Winkler sich bei der Besprechung dieser Anschauung ausdrückt, „in jede Lücke hinein", sondern er legt seine Organe, die eine ganz bestimmte Form und Grösse besitzen, nur dort an, wo dieselben genügenden Platz finden, indem er dabei manche Lücken als zu klein unbenutzt lässt, also nicht „ausgiesst."

Wir wenden uns nun zu den Beweisen, die Winkler gegen die Richtigkeit der „Hilfshypothese" vorbringt. Er sucht darzulegen, dass es doch in gewissen Fällen Punkte am Vegetationskegel giebt, denen die Fähigkeit zur Blattbildung abgeht. An erster Stelle führt er hier alle die Fälle vor, in denen die Anlage der jüngsten

Blätter ohne Contact erfolgen soll, also die Linarien, *Canarina* etc. Hier bleiben ja nach seiner Meinung stets breite Lücken zwischen den einzelnen Blättern, die nie ausgefüllt werden, also unbefähigt sind zur Blattbildung. Dieser Einwand fällt natürlich durch den von uns erbrachten Nachweis des Contactes bei diesen Species zusammen. Speciell hebt Winkler noch die Cacteen als besonders in dieser Hinsicht wichtig hervor. Ich beharre in Betreff der Cacteen auf meinem schon oben begründeten skeptischen Urtheil und warte eine eingehende Nachuntersuchung ab.

Dann sucht Winkler nachzuweisen, dass in manchen Fällen grosse Räume am Vegetationspunkt auftreten, welche zur Blattbildung unfähig seien, dass es Fälle gäbe, „wo grosse Lücken sich da aufthun, wo man eigentlich das Hervortreten einer Blattanlage erwarten sollte, wo also das Blatt einfach ausfällt, ohne dass man mechanische oder sonst welche Gründe dafür verantwortlich machen könnte, und ohne dass die Lücke jemals durch irgend etwas ausgefüllt würde“ (p. 22).

Ein solcher Ausfall eines Organes giebt, wie aus Winkler's Beschreibung hervorgeht, stets Veranlassung zum Eintritt einer Stellungsänderung; fällt z. B. von einem viergliedrigen Quirl ein Blatt aus, so folgen von da ab dreigliedrige Wirtel.

Wie wir oben sahen, behauptet nun Schwendener, dass Stellungsänderungen mit der relativen Grösse der Anlagen in engem Zusammenhange stehen. Es ist eine nothwendige Folge der mechanischen Anschlussverhältnisse, dass ein Organ seitens des Scheitels nur dann in einer Lücke angelegt wird, wenn dieselbe für die gegebene Grösse des Organs auch den genügenden Platz darbietet, ist dies nicht der Fall, so unterbleibt einfach an dieser Stelle die Blattbildung, es tritt eine Lücke auf.

Zum Vergleich stelle man sich folgendes vor: Ich habe einen viereckigen Kasten, in welchem ich vier Kugeln unterbringen soll. Ist die Grundfläche des Kastens ein Quadrat und sind die Kugeln gleich gross, so werden dieselben dann alle vier nebeneinander auf der Grundfläche Platz finden, wenn ihr Durchmesser kleiner oder höchstens ebenso gross ist, wie die halbe Seitenlänge des Grundquadrates. Denken wir uns nun, dass bei dieser höchstmöglichen Grösse der Kugel die eine Seite des Kastens sich verschmälerte, dass also seine Grundfläche ein Trapez würde, so hätten natürlich die vier Kugeln in dem Kasten nicht mehr Platz, sondern nur noch drei. Und dasselbe wäre der Fall, wenn von den Kugeln,

die in dem quadratischen Kasten Platz finden sollen, drei gleiche Grösse, nämlich einen Durchmesser = der halben Seitenlänge der Grundfläche besässen, die vierte aber etwas grösser wäre. Es fänden dann in dem Kasten ebenfalls nur drei Kugeln nebeneinander auf der Grundfläche Platz, die vierte käme oben auf zu zu liegen.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse am Pflanzenscheitel, haben vier Blätter nebeneinander nicht genügend Raum, so fällt ein Organ aus. Es kommt immer darauf an, dass der Platz, die Lücke für die gegebene Grösse des Organs nicht zu klein wird. Dies kann aber, wie in unserem Vergleichsobject, durch zweierlei Vorgänge eintreten. Entweder kann von den Lücken für die Blätter des nächsten Quirles die eine bedeutend kleiner sein, als die anderen, dadurch, dass die vorhergehenden Quirlglieder unregelmässig inserirt sind und an der betreffenden Stelle zu einander convergiren. Dann kann an dieser zu kleinen Lücke kein Organ entstehen. Oder aber die Grösse der Organe nimmt plötzlich stark zu, sodass eine Lücke für eines nicht ganz ausreicht. In beiden Fällen ist ein Ausfall eines Organes zu erwarten.

In dieser Weise lassen sich nun auch ohne jede Schwierigkeit die anormalen Stellungsübergänge, die Winkler an einigen Linarien und Antirrhinen am Scheitel gefunden und abgebildet hat, erklären. Die erste der soeben bezeichneten Möglichkeiten ist in der Mehrzahl der abgebildeten Vegetationspunkte realisirt. Hierher gehören die Winkler'schen Figuren 10, 18, 19, 20 und 22. In allen diesen Scheiteln lassen die Blätter des älteren Quirles an der einen Seite eine breitere Lücke als an der anderen, sie convergiren nach einer Richtung, was Winkler selbst bemerkt. Besonders deutlich ist der Mangel an nöthigem Platz in den Fig. 18 und 22. In Fig. 18 z. B. nimmt der Querschnitt des Blattes III eine Breite von $28\frac{1}{2}$ mm ein, während an der gegenüberstehenden Seite des Vegetationspunktes sich zwischen den Blättern II II nur ein Raum von etwa 10 mm Breite öffnet, in welchem natürlich ein Organ von nur annähernd derselben Grösse wie III nicht Platz findet.

Ebenso ist in Fig. 10 die Querschnittsbreite des einzelnen Organes = $10\frac{1}{2}$ mm, diejenige der ihm gegenüberliegenden Lücke, in der in Folge der bisherigen Stellung in decussirten Paaren ein Blatt zu erwarten ist, ungefähr = 8 mm. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse in den Fig. 19 und 20, besonders deutlich auch in Fig. 22, die einen Scheitel von *Fuchsia conica* darstellt. Das ein-

seitige Convergiren zweier Blätter des vorletzten Quirles II II und die damit zusammenhängende starke Verkleinerung der Lücke an dieser Stelle ist dort besonders schön erkennbar.

Aehnliche Fälle habe ich selbst nur bei *Linaria Maroccana* zweimal in Scheitelpräparaten angetroffen. Ein dritter, der bei *Linaria purpurea* gefunden wurde, blieb etwas zweifelhaft. Die beiden erstgenannten sind in den Fig. 39 und 40 dargestellt. Der erste, Fig. 39, ähnelt einigen der besprochenen Winkler'schen Exemplare sehr. Der Schnitt ist ein wenig schief geführt, sodass der Vegetationshügel halb unter dem einen Blatt 2 versteckt ist. Es ist aber trotzdem deutlich ersichtlich, dass die beiden Blätter des Quirles 2 nach einer Seite sehr stark convergiren, was sich namentlich an ihren Ansatzstellen am Grunde des Scheitels zeigt, die fast in einem Punkte zusammentreffen. Dass an dieser Stelle ein Organ von der bedeutenden Grösse des entsprechenden Blattes 3 nicht entstehen konnte, leuchtet ohne weiteres ein. Von einer jüngeren Anlage war noch keine Spur zu entdecken.

Der andere der beiden erwähnten anormalen Scheitel von *L. Maroccana*, Fig. 40, gehörte einer Pflanze an, welche bis dahin viergliedrige Quirle erzeugt hatte. Der letztere derselben ist in der Figur mit I bezeichnet. Leider schwamm beim Zusatz des Alkohols zum Präparat das mit I* bezeichnete Blatt fort, die Zeichnung, die erst später aufgenommen wurde, giebt dasselbe also nur in seiner ungefähren Form wieder. Es ist aus den in der Figur dargestellten oder wenigstens angedeuteten basalen Partien der beiden Blatt I* benachbarten Glieder des gleichen Quirles ersichtlich, dass dieselben nach dieser Seite hin einen engeren Raum frei lassen, als an der entgegengesetzten Seite des Stengels. Daher hat sich an der beengten Stelle nur ein Organ bilden können, während das andere dort zu erwartende ausfiel; und an der breiteren Seite sind normaler Weise 2 Blätter in den vorgeschriebenen Ecken entstanden, die etwas höher stehen als Blatt 1 und mit diesem wohl keinen Quirl bilden. Von Einfluss bei diesem anormalen Stellungswechsel ist wohl auch der Umstand gewesen, dass die relative Grösse des Blattes 1 eine beträchtlichere ist, als die der vorhergehenden Blätter, seine Basis nimmt einen sehr bedeutenden Theil des Stengelumfanges ein.

Dieser Fall leitet uns über zu den anormalen Stellungsübergängen, bei denen der Unterbau am Scheitel keine besonderen Unregelmässigkeiten erkennen lässt, die vielmehr bedingt sind durch ein plötzliches Auftreten von relativ viel grösseren

Organen. Typische Beispiele hierfür sind unter Winkler's Figuren nicht vertreten. Ob seine Fig. 21, die von *Antirrhinum maius* herrührt, hierher zu zählen ist, oder ob hier ebenfalls die Basen der beiden seitlichen Blätter an ihrer Insertion auf der unteren Seite der Abbildung convergiren, vermag ich nicht zu entscheiden, da über den Unterbau aus der Figur kein Bild zu gewinnen ist.

Es glückte mir, auf der geschilderten Veranlassung beruhende anormale Stellungsübergänge mehrfach am Scheitel zu beobachten, so z. B. an dem in Fig. 41, Taf. VIII dargestellten Scheitel einer *Linaria Maroccana*, die bis dahin viergliedrige Quirle trug. Oberhalb des letzten derselben (I I) folgt ein dreigliedriger Quirl, dessen eines Blatt bedeutend grösser ist, als die beiden übrigen Glieder. Schon die Blätter des vorhergehenden Quirles haben den grösstmöglichen Umfang bereits fast erreicht, sie berühren sich seitlich nahezu. Bei einer weiteren, wenn auch nur geringen Steigerung der relativen Grösse einer Anlage des nächsten Quirles muss ein Blatt unterdrückt werden, was, wie wir sehen, in der That eintritt.

Einen ebenfalls recht instructiven ganz ähnlichen Uebergang fand ich bei *Linaria triornitophora.* Den Scheitel der betreffenden Pflanze, der übrigens wie bei sämmtlichen Exemplaren dieser Species keinen Contact zeigte (s. ob. p. 440), zeigt unsere Fig. 42, Taf. VIII. Er war abgeschnitten. Den nächsttieferen Schnitt stellt die daneben stehende, ebenso orientirte Fig. 43, Taf. VIII dar. Hier ist besonders schön ersichtlich, worauf ich schon bei dem vorhergehenden Fall hingewiesen habe, dass die Blätter des älteren Quirles (I I) sich seitlich ganz eng berühren, also die für einen viergliedrigen Quirl höchstens mögliche relative Grösse erreicht haben. Diese hat noch zugenommen, vier Organe haben nicht mehr nebeneinander Platz, es treten daher nur noch drei auf, die, wie Fig. 42 zeigt, den Scheitel voll besetzen.

Zwei weitere hierher gehörige Stellungsänderungen, ebenfalls an *L. Maroccana* aufgefunden, übergehe ich, da sie sich den besprochenen völlig anschliessen und nichts Neues bieten.

Aus unseren Ausführungen dürfte zur Genüge hervorgehen, dass die anormalen Stellungsübergänge, die mit Ausfall eines Organes verknüpft sind, nichts beweisen gegen die „Hilfshypothese“ von der Befähigung des Scheitels zu allseitiger Blattbildung, und dass sie der Erklärung unter Zugrundelegung der Principien der

mechanischen Blattstellungstheorie sehr wenig Schwierigkeiten entgegensetzen.

Da meiner Ansicht nach sich die behandelten Erscheinungen sämmtlich ohne die Annahme eines Abortus erklären lassen, und da ich Blüthen, an denen Abortus fast ausschliesslich auftritt, nicht in den Bereich meiner Untersuchungen gezogen habe, so will ich hier auf eine Erörterung dieses Begriffes und auf eine Untersuchung über seine Vereinbarkeit mit den Principien der mechanischen Blattstellungslehre verzichten. Bietet doch die vorliegende Arbeit schon genug der theoretisch-polemischen Erörterungen! Aus dem gleichen Grunde gehe ich nicht ein auf die Beispiele, die Winkler für die Ungleichzeitigkeit in der Entwicklung der Organe anführt; ich habe darüber keine eigenen Untersuchungen angestellt.

Die Einwände schliesslich, die Winkler gegen die mechanische Theorie der Blattstellungen in dem Kapitel erhebt, welches die Ueberschrift: „Die Raumverhältnisse" trägt, finden zum grossen Theil in meinen bisherigen Ausführungen ihre Widerlegung und Erklärung, vor allem wohl in unserer oben begründeten Einschränkung der Schumann'schen Ansicht vom „Ausgiessen" der Lücken seitens des Vegetationspunktes. Ich halte es deshalb nicht für nöthig, auf die in diesem Theile vorgebrachten Einzelheiten, wie die angeführten Fälle der Superposition und die Entwicklungsgeschichte von *Thelygonum*, näher einzugehen.

Schluss.

Wenn wir die Ergebnisse unserer Untersuchungen noch einmal überblicken, so kommen wir zu dem Resultat, dass Winkler's Einwände, soweit sie sich auf eigene Beobachtungen und Schlussfolgerungen stützen, in allen wesentlichen Punkten eine Widerlegung erfahren haben. Wir haben im Gegensatz zu ihm vor allem folgende Thatsachen festgestellt:

1. Der Contact fehlt bei den von Winkler aufgeführten Pflanzen nicht, sondern ist in der That vorhanden; seine gegentheilige Behauptung findet ihre Erklärung in verschiedenen Fehlern in der Deutung seiner im allgemeinen richtigen Figuren, besonders aber in seiner schiefen Auffassung des Begriffes Contact.

2. Bei einer Berührung der Flächen zweier wachsender Organe ist stets ein äusserer Druck zwischen diesen Organen

vorhanden, welcher in günstigen Fällen aus seinen Wirkungen, aus gewissen Deformirungen der Umrisslinien erschlossen werden kann.

3. Für das Zustandekommen der Blattstellungen ist neben dem Contact wesentlich das relative Verhältniss von Organdurchmesser zum Stengelumfang. An einer Achse mit gegebenem Unterbau setzt sich die bisherige Stellung so lange fort, bis eine erhebliche Aenderung der relativen Grösse der Anlagen eintritt. Bei sprunghafter Aenderung der relativen Grösse können unregelmässige Stellungsübergänge zu Stande kommen, bei denen scheinbar ein Organ ausfällt. Der Vegetationspunkt zeigt bei diesen Uebergängen stets, dass er an allen Punkten seiner Oberfläche befähigt ist zur Blattbildung. Er giesst aber darum doch nicht die am Scheitel sich ihm bietenden vorhandenen Lücken aus wie eine halbplastische Masse, sondern er übt vielmehr seine allseitige Befähigung zur Blattbildung nur dann aus, wenn die betreffende Lücke am Scheitel so gross ist, dass ein Organ von der betreffenden gegebenen Grösse darin Platz findet.

Winkler's Einwände haben sich also sämmtlich als hinfällig herausgestellt. Für künftige Untersuchungen aber möge hier noch einmal besonders hervorgehoben werden, dass der Contact, der Anschluss darin besteht, dass die Organe einander mit ihrer Basis berühren, dass das junge Blatt sich mit seinen Rändern so auf die Ränder des Grundes der älteren Blätter herauflegt, dass in der Richtung der Schrägzeilen Berührung eintritt. Alle Untersuchungen über den Contact, die ihr Augenmerk nicht auf diesen Punkt richten, verfehlen den Kern der Sache.

Botanisches Institut in Berlin. Im December 1901.

Literatur-Verzeichniss.

Raciborski, I. Die Morphologie der Nymphaeaceen und Cabombeen. Flora, Bd. 78, 1894, p. 244.

II. Beiträge zur Kenntniss der Cabombeen und Nymphaeaceen. Flora, Bd. 79, 1894, p. 92.

Rosenplenter, I. Ueber das Zustandekommen spiraliger Blattstellungen bei dikotylen Keimpflanzen. Inaug.-Diss. Berlin, 1890.

Schumann, K., I. Neue Untersuchungen über den Blüthenanschluss. Leipzig 1890.

II. Morphologische Studien, Heft II, Leipzig 1899.

Schwendener, S., I. Mechanische Theorie der Blattstellungen, Leipzig 1878.

II. Zur Kenntniss der Blattstellungen in gewundenen Zeilen. Sitzber. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1894, p. 963, Ges. botan. Mittheil. I, p. 163.

III. Die jüngsten Entwickelungsstadien seitlicher Organe und ihr Anschluss an bereits vorhandene. Sitzber. 1895, Ges. botan. Mittheil. I, p. 184.

IV. Ueber die Contactverhältnisse der jüngsten Blattanlagen bei *Linaria spuria*. Sitzber. 1899, p. 94.

V. Zur Theorie der Blattstellungen. Sitzber. 1901, p. 556.

Seckt, H., Beiträge zur mechanischen Theorie der Blattstellungen bei Zellenpflanzen. Botan. Centralbl. 1901, Beihefte.

Zur Strassen, O., I. Das Wesen der thierischen Formbildung. Verh. der Deutsch. zool. Gesellsch. 1898, p. 143.

Vöchting, I. Ueber die Bedeutung des Lichtes für die Gestaltung blattförmiger Cacteen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVI, 1894, p. 438.

II. Ueber Blüthenanomalien. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXI, 1898, p. 391.

Weisse, I. Neue Beiträge zur mechanischen Blattstellungslehre. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVI, 1894, p. 236.

Winkler, I. Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen, Theil I. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVI, 1901, p. 1.

II. Zur Theorie der Blattstellungen (Erwiderung an Schwendener). Botan. Zeitung, Bd. 59, 1901, Abtheil. II, p. 280.

Figuren-Erklärung.

Alle Figuren sind mit Hilfe des Abbe'schen Zeichenapparates hergestellt. — Bei allen Figuren mit Ausnahme derer, bei denen es besonders angegeben ist, beträgt die Vergrösserung 120.

Tafel VII.

Fig. 1. *Linaria purpurea*. Querschnitt durch einen Scheitel mit viergliedrigen Quirlen; die Kreuze deuten die Blätter des eben erst angelegten jüngsten Quirles an.

Fig. 2. *Linaria Maroccana*. Scheitel mit dreigliedr. Quirlen.

Fig. 3. *Linaria purpurea*. Scheitel mit decussirten Paaren, gezeichnet bei der Einstellung auf die obere Schnittebene.

Fig. 4. Derselbe Scheitel wie in Fig. 3, gezeichnet nach einer tieferen Einstellebene.

Fig. 5. *Linaria Maroccana*. Gezeichnet bald nach Herstellung des Präparates.

Fig. 6. Derselbe Scheitel, nach dem Verdunsten des überschüssigen Wassers unter dem Deckgläschen.

Fig. 7. Schematische Fig., s. Text p. 434.

Fig. 8. *Linaria genistifolia.* Scheitel mit Blattstellung nach der Hauptspirale.

Fig. 9. *Antirrhinum maius.* Hauptspirale. In Betreff der Bedeutung der Pfeile vergl. den Text p. 436.

Fig. 10. *Linaria purpurea.* Längsschnitt durch einen Scheitel mit Spiralstellung. Die weiss gelassenen Stellen zeigen die obere Schnittfläche.

Fig. 11. *Linaria purpurea.* Scheitel mit viergliedr. Quirlen.

Fig. 12. „ „ Hauptspirale.

Fig. 13. Reproduction der Fig. in Winkler's Mittheilung II. Es wurde von mir hinzugefügt das Kreuz in *b*, die untere Begrenzung von *b* mittelst des punktirten Bogens und der Pfeil links.

Fig. 14. *Linaria purpurea.* An den Stellen, wo die Kreuze stehen, waren ganz junge Bildungscentra erkennbar.

Fig. 15. *Linaria Maroccana.* Scheitel eines ganz jungen Pflänzchens, I I die Kotyledonen.

Fig. 16. *Linaria Hendersoni.*

Fig. 17. „ *purpurea.*

Fig. 18. *Canarina campanula.* Scheitel mit decussirten Paaren, jedes Blattpaar ist an der Basis scheidenartig verwachsen.

Fig. 19. *Linaria dalmatica* Hauptspirale.

Fig. 20. „ *spuria.* Hauptspirale. Vergr. 160.

Fig. 21. „ *Maroccana.* Nebenspirale.

Tafel VIII.

Fig. 22. *Linaria vulgaris.* Unregelmässige Stellung.

Fig. 23. *Antirrhinum majus.*

Fig. 24. *Linaria dalmatica.* Vergr. 60.

Fig. 25. „ *purpurea.*

Fig. 26. „ *vulgaris.*

Fig. 27. *Canarina campanula.* Die punktirte Linie bezeichnet den durchschimmernden Scheitel.

Fig. 28. *Linaria spuria.* Die punktirte Linie bezeichnet die ungefähre Grenze der Basis des jüngsten Blattes. Vergr. 160.

Fig. 29. *Veronica speciosa.*

Fig. 30. *Linaria spuria.* Junge Axillarknospe.

Fig. 31. „ *purpurea.* Die Zellen sind mit dem Abbe'schen Zeichenapparat nach dem Präparat eingezeichnet. Vergr. 270.

Fig. 32. Medianer Längsschnitt durch den Scheitel von Fig. 31; der nur nach dem Querschnittspräparat construirte Längsschnitt geht durch die Mediane eines der drei Quirlblätter.

Fig. 33. *Linaria purpurea.* Ausschnitt aus Fig. 10; das jüngste Blatt mit den Basen der Blätter 2 und 3. Vergr. 270.

Fig. 34. *Linaria dalmatica.* Ausschnitt aus Fig. 24, der Winkel des Blattes 2. Vergr. 270.

Fig. 35. Reproduction der Fig. 27, Taf. III aus Winkler's Arbeit I.

Fig. 36. „ „ „ 29, „ III „ „ „ Der ältere Quirl ist von mir hinzugezeichnet.

Fig. 37. *Linaria purpurea.* Uebergang von zweigliedrigen (II, II) zu viergliedrigen Quirlen (1, 2, 3, 4).

Fig. 38. *Linaria Maroccana.* Wie Fig. 37.

Fig. 39. „ „ Anormaler Stellungsübergang mit Ausfall des Blatt 3 gegenüberstehenden Organes.

Fig. 40. *Linaria Maroccana.* Anormaler Stellungsübergang. Von dem viergliedr. Quirl I I ist das Blatt I*, welches bei Alkoholzusatz fortgeschwommen war, in seiner ungefähren Lage nachträglich eingezeichnet.

Fig. 41. *Linaria Maroccana.* Uebergang von einem viergliedrigen zu einem dreigliedrigen Quirl.

Fig. 42. *Linaria triornitophora.* Der abgeschnittene Scheitel eines Exemplars, von welchem in

Fig. 43 der nächsttiefere Schnitt dargestellt ist.

Ein Beitrag zur Kenntniss von *Ceratophyllum submersum* und phylogenetische Erörterungen.

Von

Eduard Strasburger.

Mit Tafel IX—XI.

Im vorigen Herbst spielte mir der Zufall unbegrenzte Mengen reich blühender und fruchtender Pflanzen von *Ceratophyllum submersum* in die Hände. Der Weiher eines Landgutes, auf dem ich einige Zeit verweilte, war ganz von diesen Pflanzen erfüllt. Da die Stellung von *Ceratophyllum* im System noch vielfach als unsicher gilt, ich ausserdem den Wunsch hegte, mir über die Anpassungen einer so extremen Wasserpflanze ein eignes Urtheil zu bilden, so nützte ich die Gelegenheit aus, um einige Beobachtungen anzustellen und vor allem reichliches Material für weitere Untersuchungen vorzubereiten. In dieser Absicht legte ich alle Entwickelungszustände von Blüthe und Frucht zum Theil direct in 90% Alkohol ein, zum Theil nach vorausgegangener Fixirung in Chromsäure oder in Chrom-Osmium-Essigsäure.

Wenn ich die Ergebnisse meiner Untersuchungen nunmehr zur Veröffentlichung bringe, so denke ich damit nicht eine Monographie von *Ceratophyllum* zu liefern, vielmehr nur einige Lücken auszufüllen, welche mir die Kenntniss dieser Pflanze zu bieten schien, sowie, im Anschluss daran, zur Förderung einiger allgemeiner phylogenetischer Probleme beizutragen.

Ceratophyllum gehört zu den hydrophilen Phanerogamen, deren Artenzahl an sich schon sehr gering ist, und die im süssen Wasser noch weniger Vertreter als im Meere aufweisen. Da die Bestäubung und die Befruchtung von *Ceratophyllum* ganz unter Wasser erfolgen, so wird das Verhalten dieser Pflanze im besonderen noch als Hyphydrogamie von der Ephydrogamie unterschieden, bei welch' letzterer die Bestäubung an der Oberfläche des Wassers sich

vollzieht[1]). Fr. Ludwig schildert die Blüthenverhältnisse und die Bestäubung für *Ceratophyllum demersum* im wesentlichen wie folgt[2]): Männliche und weibliche Blüthen stehen kaum gestielt in verschiedenen Blattwirteln durcheinander. Die weibliche Blüthe zeigt einen ovalen Fruchtknoten mit einem den Kelch um das Vier- bis Fünffache überragenden, hakig nach unten gekrümmten Griffel. Die ganze Unterseite dieses Griffels sondert Klebstoff aus und fungirt als Narbe. Die männliche Blüthe enthält in vieltheiliger Hülle 12 bis 16 sehr kurz gestielte, pollenreiche Staubblätter. Diese weisen im unteren Theile zwei seitlich sich öffnende Pollenkammern, oben ein lufthaltiges Gewebe auf. Letzteres macht das ganze Staubblatt specifisch leichter als Wasser und fungirt dadurch als „Auftrieb". Den rundlichen oder länglichen Pollenkörnern kommt andererseits dasselbe specifische Gewicht wie dem Wasser zu. Sie entbehren der Exine. „Zur Zeit der Dehiscenz werden die Staubgefässe aus der starren Hülle herausgepresst, schwimmen unter Wirkung des Auftriebes nach oben und erfüllen längs des ganzen Weges das Wasser mit den Pollenkörnern, die hierbei, wie bei den spontanen Bewegungen des *Ceratophyllum*, an die klebrige Narbe gelangen."

Nach den vorhandenen Bildern zu urtheilen, verhält sich das von mir untersuchte *Ceratophyllum submersum* nicht anders als das *Ceratophyllum demersum*, auf welches die bisherigen Beobachtungen über Bestäubung sich fast ausschliesslich beziehen. Die Anlage der Blüthen erfolgt in nächster Nähe der Vegetationspunkte zugleich mit der Anlage neuer Sprosse und die weibliche Blüthe wird an dem noch unfertigen Knoten empfängnissreif. Erst an etwas älteren Knoten der nämlichen Sprosse kommen die Staubblätter der männlichen Blüthen nacheinander zur Reife. Da John E. F. de Klercker die Anlage des Fruchtknotens mit zwei einander gegenüberliegenden Höckern am Vegetationskegel der Blüthenachse glaubte beginnen zu sehen, so nahm er zwei Fruchtblätter für diesen Fruchtknoten an[3]). Ihre Stellung sollte median zur Abstammungsachse sein und aus ihrer Vereinigung ein kraterförmiges Gebilde alsbald hervorgehen. John E. F. de Klercker

1) Paul Knuth, Handbuch der Blüthenbiologie, Bd. I, 1898, p. 83.

2) Lehrbuch der Biologie der Pflanzen, 1895, p. 484.

3) Sur l'anatomie et le développement de *Ceratophyllum*, Meddelanden från Stockholms Högskola, Bihang till k. Svenska Vet. Akad. Handlingar, Bd. 9, No. 10, 1885, Sonder-Abdr. p. 10.

sah dann diese Anlage an ihrer der Abstammungsachse zugekehrten Seite sich rascher erheben und er schloss hieraus auf ein kräftigeres Wachsthum des hinteren Carpells. Er giebt des weiteren über die Bildung der Samenanlage an, dass sie beginne, nachdem das hintere Carpell annähernd die doppelte Länge des vorderen erlangt habe, und zwar am Grunde des engen Kanals, der die beiden Carpelle trennt. Aus den Gipfeltheilen der Carpelle ginge der Griffel hervor, während gleichzeitig Narbenpapillen an der Mündungsstelle des Griffelkanals hervorwüchsen. — Die anderen Forscher, die sich mit *Ceratophyllum* befasst haben, geben nur ein einziges, median orientirtes, der Abstammungsachse seine Naht zukehrendes Fruchtblatt an, so Baillon in der Histoire des Plantes[1]) und Eichler in den Blüthendiagrammen[2]). Diese beiden Veröffentlichungen gingen freilich dem Erscheinen der de Klercker'schen Arbeit voraus, denn sie erfolgten bereits in den Jahren 1871 und 1878; doch nicht anders urtheilt auch Warming in seinem Handbuch der systematischen Botanik vom Jahre 1890[3]), ungeachtet de Klercker unter seiner Leitung die Untersuchungen von *Ceratophyllum* durchführte. So fasst endlich auch Engler in den natürlichen Pflanzenfamilien dieses Verhältniss auf[4]).

Wie meine eigenen Untersuchungen mich lehrten, kann die von de Klercker veröffentlichte Figur[5]), die einen etwas vorgewölbten Vegetationskegel mit zwei seitlichen Höckern zeigt, nicht eine weibliche Blüthenanlage darstellen. Ich halte jenes sein Bild vielmehr für den allerjüngsten Zustand einer männlichen Blüthe. Für die Fruchtknotenanlage der weiblichen Blüthe von *Ceratophyllum* liegt hingegen der in Blüthen nicht eben seltene Fall einer terminalen Blattbildung vor[6]), denn der gesammte Vegetationskegel wird in dieser Bildung aufgebraucht. Die weiblichen Blüthen von *Ceratophyllum* treten aus den Enden der Sprosse zu gleicher Zeit wie die Achselknospen hervor. Sie haben die Form stumpfer Kegel und würden an ihrer Gestalt nicht ohne weiteres von gleichalterigen Sprossanlagen zu unterscheiden sein, ermangelten

1) Bd. III, p. 480.
2) Theil II, p. 68.
3) l. c., p. 278.
4) III. Theil, 2. Abth., 1891, p. 11.
5) l. c., Taf. 2, Fig. 17.
6) Für andere Fälle ist K. Goebel, Organographie der Pflanzen, 2. Theil, 2. Heft, 1901, p. 718, zu vergleichen.

sie nicht, im Gegensatz zu jenen, eines Deckblattes. Denn es sei gleich an dieser Stelle hervorgehoben, dass die weiblichen Blüthen von *Ceratophyllum*, ebenso übrigens auch die männlichen, extra-axillar stehen. Fast stets befindet sich unter der weiblichen Blüthenknospe eine axillare Sprossanlage, so dass die Blüthenknospe unten an diese, oben an das sich vorwölbende Blatt des nächst höheren Knotens stösst (Fig. 1*a*, 1*b* u. 2, Taf. IX). Alsbald wird am Scheitel der Blüthenanlage eine transversale Depression sichtbar. Sie kommt zu Stande, indem dort ein im Verhältniss zur Abstammungsachse transversal orientirter Gewebestreifen in seiner Entwickelung zurückbleibt. Wie unsere Fig. 1*b*, in welche, bei hinreichend starker Vergrösserung, das Zellnetz eingetragen wurde, lehrt, geht thatsächlich das gesammte Gewebe des Vegetationskegels in die Fruchtknotenbildung ein. Demgemäss setzt die Fruchtknotenanlage gewissermassen die Blüthenachse fort in Gestalt eines cylindrischen Gebildes, das einen transversal orientirten Spalt in seinem Innern zeigt. Dieser Spalt ist so schmal, dass sich die inneren Wände der Anlage in ihm berühren (Fig. 3, 4, Taf. XI). Der vordere und der hintere Rand des Cylinders springen ein wenig vor. An medianen Längsschnitten erscheint, im ersten Augenblick der Entwickelung, die vordere Seite der Anlage etwas kräftiger entwickelt als die hintere (Fig. 1*b* u. 2); doch beginnt alsbald sich das Verhältniss umzukehren, die vordere Seite bleibt zurück. Unsere Figuren 3—5, Taf. XI dürften genügen, um dieses weitere Verhalten zu verdeutlichen. Sie zeigen zugleich, wie nunmehr die hintere Seite der Anlage, an ihrem Scheitel, zu einem griffelartigen Fortsatz auswächst. Die vordere Seite keilt sich in gleicher Richtung aus (Fig. 4, 5 u. 6*a*, Taf. IX). Bei oberflächlicher Einstellung der Anlage sieht man demgemäss ihren vorderen Rand allmählich zu dem hinteren aufsteigen (Fig. 5), während mediane Schnitte ihn mit stumpfer Abrundung am Spalt endigend zeigen (Fig. 6*a*). Mit beginnender Erhebung des Fruchtknotens aus dem Vegetationskegel der Blüthenanlage werden auch an der Basis der letzteren Höcker sichtbar, als erste Anzeichen der Perigonbildung (Fig. 1—3, Taf. IX). Mediane Längsschnitte zeigen die Höcker stärker an der vorderen als an der hinteren Seite der Anlage entwickelt. Bald sind diese Höcker zu schmalen Perigonblättern ausgestaltet, deren Enden in Zellen mit stark lichtbrechendem Inhalt auslaufen. In Präparaten, die mit Safranin-Gentiana-Orange gefärbt wurden, sind diese Zellen stark purpurroth tingirt. Während

dessen schwillt auch der untere Theil des jungen Fruchtknotens in Folge beginnenden Hervorwölbens der Samenanlage an (Fig. 5, 6*a*, Taf. IX). Diese Samenanlage entspringt genau der mittleren Partie der hinteren Fruchtknotenwandung und dankt den fortgesetzten Theilungen einer hypodermalen Zellschicht dort ihren Ursprung (Fig. 6*a*). Sie füllt dauernd den Innenraum des Fruchtknotens aus, so dass es zur Bildung einer freien Fruchtknotenhöhle hier überhaupt nicht kommt (Fig. 6*b*, 7, Taf. IX).

Wie schon vorausgeschickt wurde, baut de Klercker den Fruchtknoten von *Ceratophyllum* aus zwei Fruchtblättern auf, während andere Forscher nur ein Fruchtblatt annehmen. Wofür sprechen nun die Entwickelungsvorgänge, wie sie eben hier geschildert wurden? An sich entscheiden sie zunächst noch nichts in der angeregten Frage. Vor allem bereiten zwei Thatsachen besondere Schwierigkeiten der Deutung. Erstens der Umstand, dass der Griffel aus der hinteren Hälfte der Anlage sich erhebt, zweitens die Feststellung, dass die Samenanlage der Mitte der hinteren Wandung entsprosst. Bei Annahme von zwei Fruchtblättern wäre das hintere stärker entwickelt und in seiner Mittellinie zum Griffel verlängert. Dieses hintere Fruchtblatt müsste dann aber auch die Samenanlage in seiner Mittellinie tragen. Zu dieser Annahme könnte man sich wohl entschliessen, da ja auch unter den Nymphaeaceen, in deren Nähe jetzt die Ceratophyllaceen untergebracht werden, die Cabomboideen zum Theil ihre Samenanlagen genau in der Dorsallinie tragen[1]). Jedenfalls läge diese Vorstellung näher als jene, die de Klercker in Form einer Möglichkeit erwägt, es träfen bei *Ceratophyllum* die Ränder des vorderen Fruchtblattes oben aufeinander und trügen dort die Samenanlage[2]). — Für mich unterliegt es keinem Zweifel, dass wir es bei *Ceratophyllum* mit nur einem median orientirten, vorderen Fruchtblatt zu thun haben, dessen Griffel commissural gefördert wird und das an seiner Bauchnaht die Samenanlage trägt. Als Beweis für diese meine Behauptung kann ich eine Thatsache heranziehen, die ich bisher absichtlich unberücksichtigt liess, um sie hier erst entscheidend zu verwerthen. Sie betrifft eine Er-

1) E. Strasburger, Die Angiospermen und die Gymnospermen 1879, p. 57; — Raciborski, Zur Morphologie der Cabombeen und Nymphaeaceen, Flora, Bd. 78, 1894, p. 256; — Caspary, *Nymphaeaceae* in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfamilien, III. Theil. 2. Abth., 1891, p. 5.

2) l. c., p. 11.

scheinung, die sich sehr häufig im Entwickelungsgang der Fruchtknotenanlage einstellt, und schwerwiegend wird, sobald die anderen Blattgebilde von *Ceratophyllum* zum Vergleich herangezogen werden. An allen Laubblättern, Perigonblättern, Staubblättern (Fig. 59—61, Taf. XI) wächst nämlich übereinstimmend der Scheitel in der Mittellinie zu einer Zotte aus, deren Zellen sich mit dem schon erwähnten, stark lichtbrechenden Inhalt füllen. Damit ist die Weiterentwickelung ihres Scheitels in der Mittellinie sistirt (Fig. 59, Taf. XI), während dessen beide Kanten noch zu einem scharf zugespitzten Borstenhaar auswachsen (Fig. 60—62, Taf. XI). Diese Gebilde sind für *Ceratophyllum* schon lange bekannt und für diese Pflanze charakteristisch. Unsere bereits citirte Fig. 59, Taf. XI stellt das obere Ende eines jungen Blattabschnittes dar, an welchem die mittlere Zotte fertig gestellt ist, die Bildung der Borsten aber erst erfolgen soll. Je eine an den beiden Kanten des Blattabschnittes befindliche Zelle giebt den Ausgangspunkt für letztere ab. — Während der Entwickelung des Fruchtknotens sieht man nun auch in manchen Fällen den vorderen Rand der Anlage in der Mediane zu einer Zotte auswachsen, deren Zellen genau denselben Inhalt wie die entsprechend orientirte Zotte an den Laubblattabschnitten, Perigonblättern und Staubblättern führen. Das zeigen unsere Fig. 5 u. 6, im besondern die stärker vergrösserte Fig. 6*b*, Taf. IX. Sobald diese Zottenzellen aufgetreten sind, hört das weitere Scheitelwachsthum des Fruchtblattes in seiner Mittellinie auf, während seine vereinigten Bauchkanten sich weiter verlängern. Der commissurale Griffel des Fruchtknotens von *Ceratophyllum* ist demgemäss zu vergleichen mit der Borstenbildung, die aus den oberen Kanten der übrigen Blattgebilde bei dieser Pflanze erfolgt. Das Auftreten jener durch besonderen Inhalt ausgezeichneten Zellen in der Mittellinie des Scheitels am Fruchtblatte ist, sobald man erst auf diese Zellen zu achten lernte, in den allermeisten Fällen nachzuweisen. Freilich braucht die Erscheinung nicht immer so ausgeprägt zu sein, wie in unseren oben schon citirten Fig. 5 und 6. So führt unsere Fig. 7, Taf. IX einen Fall vor, wo die betreffenden Zellen kaum vorsprangen, nichtsdestoweniger als solche durchaus kenntlich waren. Es kommen endlich auch Fälle vor, wo die Ausbildung dieser hier augenscheinlich reducirten Gebilde ganz unterbleibt. Da übrigens auch in der Mediane des Fruchtblattes das Scheitelwachsthum an der Innenseite noch eine Zeit lang anhält, so werden die durch ihren

stark lichtbrechenden Inhalt ausgezeichneten Zellen, so wie es in unserer Fig. 7, Taf. IX zu sehen ist, schliesslich auf die Rückenseite des Fruchtknotens um ein Weniges verschoben, und kommen so in einiger Entfernung von der oberen Mündungsstelle des Staubweges zu stehen (Fig. 6, 7, Taf. IX). Ausdrücklich sei hier aber betont, dass ich auch nicht ein einziges Mal die Anlage dieser charakteristischen Zellen an der Hinterseite der Fruchtknotenanlage beobachtet habe.

Hingewiesen sei hier vorläufig schon auf die Thatsache, dass der Fruchtknoten von *Ceratophyllum* darin, dass er nur von einem Fruchtblatt gebildet wird und nur eine hängende Samenanlage an seiner Bauchnaht trägt, mit jedem der einzelnen Fruchtknoten in der Blüthe von *Nelumbo* übereinstimmt. Freilich ist bei *Nelumbo* die Samenanlage anatrop, während *Ceratophyllum* eine geradläufige Samenanlage besitzt, doch giebt das kaum einen wesentlichen Unterschied ab. Denn bei den Cabomboideen, die den Nelumbonoideen zweifellos verwandt sind, hat man wiederholt beobachtet, dass die typischer Weise anatropen Samenanlagen auch atrop werden können[1]).

Auf Längsschnitten durch fertile Sprossspitzen fällt es auf, dass, so gut wie ausnahmslos, in der Achsel des über der weiblichen Blüthenanlage befindlichen Blattes eine Achselknospe steht. Meistens kommt eine solche Achselknospe auch dem unter der Blüthenanlage befindlichen Blatte zu. Dabei stellt man fest, dass die obere dieser beiden Knospen in kräftiger Entwicklung begriffen ist. Ueber einer Blüthenanlage, die eben erst ihren Fruchtknoten anzulegen beginnt, hat sie meist schon eine grössere Anzahl von Blattwirteln angelegt. Die untere Knospe hingegen ist in ihrer Entfaltung weit zurückgeblieben. Wie das in Wirklichkeit aussieht, zeigt unsere Fig. 1 *a*, Taf. IX, welche dadurch noch besonders instructiv wird, dass sie, was nicht eben häufig sich trifft, zwei verschieden weit entwickelte Blüthenanlagen an derselben Seite des Sprosses zeigt. Beide sind links im Bilde zu sehen. Da erblicken wir, von oben absteigend, zunächst einen kräftig vorspringenden Achselspross, unter seinem Tragblatte die Blüthenanlage, nach der unsere Fig. 1 *b*, Taf. IX dargestellt ist; an sie unmittelbar anschliessend, einen in seiner Entwicklung zurückgebliebenen Achselspross, dann wieder einen kräftigen Achselspross; unter seinem

1) Baillon, Histoire des Plantes, Bd. III, 1871, p. 81, Anm. 3.

Deckblatt eine schon mit Griffelanlage versehene Blüthe, auf diese folgend einen Achselspross, der im Verhältniss auch zurückgeblieben erscheint, und hierauf einen kräftigen Achselspross. Der Umstand, dass man auf Längsschnitten über den Anlagen weiblicher Blüthen fast immer eine geförderte Achselknospe sieht, meist auch eine, wenn auch in ihrer Entwicklung zurückbleibende Achselknospe unmittelbar unter dieser Anlage trifft, erweckt die Vorstellung, dass eine correlative Beziehung zwischen diesen Bildungen besteht. Eine solche ist hingegen zwischen männlichen Blüthen und Achselknospen auf Längsschnitten nicht nachzuweisen. Man sieht gelegentlich eine Achselknospe über oder unter einer männlichen Blüthe, doch weit häufiger nicht. Die makroskopische Betrachtung ganzer Sprosse bestätigt das, was die Längsschnitte lehren. Stets entspringt da aus der Achsel desjenigen Blattes, das am nächsthöheren Knoten genau über der weiblichen Blüthe steht, ein kräftiger Achselspross. Die Achsel desjenigen Blattes, das am nächst tieferen Knoten unter der weiblichen Blüthe entspringt, birgt, wenn überhaupt, eine nur schwach entwickelte Knospe. Es lässt sich denken, dass der über der weiblichen Blüthe angelegte und entsprechend bevorzugte Spross die Ernährung der unter ihm reifenden Fruchtanlage fördert. Für die auf nur kurze Lebensdauer eingerichteten, männlichen Blüthen mag eine solche Beziehung auch nicht nothwendig sein. Doch kommt es öfters vor, dass die männlichen Blüthen in der Nähe eines Achselsprosses stehen, der demselben Knoten angehört und zwar durch je ein steriles Blatt von ihm getrennt. Entweder sieht man dann nur eine Blüthe auf einer Seite des Sprosses, oder je eine zu deren beiden Seiten. Doch ebenso häufig fehlt auch in der Nähe der männlichen Blüthen jeglicher Achselspross. Wie die makroskopische Betrachtung der *Ceratophyllum*-Sprosse lehrt, treibt durchaus nicht jeder Knoten Achselsprosse. Um so auffälliger ist ihre constante Anlage über den weiblichen Blüthen und ihr so häufiges Auftreten unter denselben. Das weist auf correlative Beziehungen hin. Vielfach konnte ich feststellen, dass Krümmungen des Sprossscheitels fördernd auf die Anlage der weiblichen Blüthen und damit auch der Achselsprosse an der convexen Seite einwirken. Da wird man unwillkürlich an die durch Noll festgestellte Thatsache erinnert, dass an allen Wurzeln ohne Ausnahme, soweit sie gekrümmte Strecken aufweisen, die Seitenwurzeln einseitig auf der Convexflanke

angelegt werden.[1]) An einem gekrümmten Sprossscheitel von *Ceratophyllum* ist mir der Fall sogar begegnet, dass nicht weniger als drei weibliche Blüthenanlagen, von der zugehörigen Anzahl Achselknospen begleitet, genau in der Mittellinie an der Convexflanke standen. Die Reihe begann oben mit einem starken Achselspross, dann folgte die erste Blüthe, dann ein schwacher und ein starker Achselspross, dann die zweite Blüthe, wieder ein schwacher und ein starker Achselspross, hierauf die dritte Blüthe und endlich ein schwacher Achselspross. Wie in dem zuerst geschilderten Falle, wo zwei weibliche Blüthen an der Convexflanke standen, so auch in diesem, wo sie drei Blüthen trug, hatte die entgegengesetzte Concavflanke auch nicht eine einzige Blüthe und auch nicht einen Achselspross aufzuweisen. An geraden Sprossscheiteln habe ich hingegen wiederholt weibliche Blüthenanlagen und Achselknospen an beiden Seiten medianer Längsschnitte gesehen, ja ausnahmsweise einmal sogar je eine weibliche Blüthe an demselben Knoten, darüber und darunter auch die begleitenden Achselknospen. Für männliche Blüthen war eine Förderung der Anlage an convexen Flanken der Sprossscheitel nicht sicher festzustellen.

Ich habe schon darauf hingewiesen, dass die Blüthen von *Ceratophyllum* extraaxillar stehen. Sie wechseln in den Wirteln mit den Blättern ab und entspringen um ein Weniges höher als diese aus dem Knoten. Merkwürdig ist, dass sie trotzdem fast allgemein als axillar gelten. Nur P. Magnus macht in seinen „Beiträgen zur Kenntniss der Gattung *Najas*“ die Bemerkung[2]), dass bei *Ceratophyllum* „eine, selten zwei gegenüberstehende Blüthen am ersten Blattwirtel auf der einen oder im seltenen Falle auf beiden Seiten rechts und links stehen“. P. Magnus war es somit aufgefallen, dass die Blüthen von *Ceratophyllum*, und zwar konnte es sich bei seiner Angabe nur um die männlichen Blüthen handeln, nicht in den Achseln der Blätter der Mutterachse sich befinden und er brachte sie zu einem Axillarzweig in Beziehung. Dem widerspricht aber mit Recht Eichler[3]), der zwischen den Axillarzweigen und den Blüthen von *Ceratophyllum* keinen Zusammenhang zu finden vermag. Dafür figuriren aber bei Eichler, wie bei anderen

1) Ueber den bestimmenden Einfluss der Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln. Landwirthschaftl. Jahrbücher 1900, p. 361. Zusammenstellung p. 423.

2) 1870, p. 13, Anm. 2.

3) Blüthendiagramme, Zweiter Theil, 1878, p. 68.

Forschern, die Blüthen von *Ceratophyllum* als achselständig. Wie jeder Längsschnitt, der eine männliche oder weibliche Blüthe median trifft, ohne weiteres zeigt, fehlt unter der Blüthe ein Tragblatt. Die Blüthe empfängt trotzdem aus der Abstammungsachse genau einen eben solchen Gefässbündelcylinder wie eine Achselknospe. Dieser Gefässbündelcylinder tritt auch in der nämlichen Höhe in die Blüthe wie in eine Achselknospe ein; versorgt er eine Achselknospe, so trennt sich von ihm zuvor das in das Blatt eintretende Bündel ab. Eine genetische Beziehung zu den beiden seitlich angrenzenden Blättern verräth die Blüthe nicht. Wie Querschnitte durch den Knoten der Abstammungsachse lehren, kann ihr Bündel ohne allen Zusammenhang mit sonstigen Bündeln gleich den Centralcylinder der Abstammungsachse verlassen; tritt es aus diesem zunächst vereint mit einem oder mit zwei benachbarten Blattbündeln aus, um sich erst innerhalb der Rinde von diesen zu trennen, so verfährt es dabei nicht anders als auch sonst benachbarte Bündel in den Wirteln dieser Pflanze, deren vereinter Austritt überaus häufig ist. Die in einem Wirtel vertretenen Blüthen beeinflussen nicht die Zahl der Blätter. In den mir zur Verfügung stehenden Exemplaren von *Ceratophyllum submersum* war die Zahl der Blätter in den Quirlen sehr häufig zehn. Sie blieb auf dieser Höhe, ob eine oder auch mehr Blüthen in den Quirl eingeschaltet waren. Da die Blätter der aufeinanderfolgenden Quirle alterniren, so erklärt sich hieraus vollkommen das Zusammenallen der Mediane einer Blüthenanlage mit der Mediane des nächst höheren und nächst tieferen Blattes und der Achselproducte dieser Blätter auf Längsschnitten. Ich habe nur ein einziges Mal zwei weibliche Blüthen in einem Quirl beobachtet. Auch einmal nur fand ich in demselben Quirl Blüthen zweierlei Geschlechts, eine weibliche in der Nähe einer männlichen, beide um die Breite eines zwischen ihnen gelegenen Blattes von einander getrennt. Wie schon bemerkt wurde, kommt häufig mehr denn eine männliche Blüthe in einem Quirl vor. Ich gab auch schon an, dass diese Blüthen dann meist an den Seiten eines Achselsprosses stehen, doch ohne directe Beziehung zu ihm und stets durch je ein Blatt des Quirls, dem diese Achselknospe angehört, von ihr getrennt.

Wie schon Eichler richtig angiebt, beginnen die Blüthen beider Geschlechter mit einem vielgliedrigen Blattquirl[1]). Sie ent-

1) l. c., p. 68.

sprechen in diesem Verhalten den vegetativen Achselsprossen, die auch gleich mit einem solchen Quirl einsetzen. Aus meinen zahlreichen Beobachtungen möchte ich den weiteren Schluss ziehen, dass als typische Zahl für die Perigonblätter in männlichen und weiblichen Blüthen die Zehn gelten kann. Zwar findet man das eine Mal etwas mehr, das andere Mal etwas weniger solcher Blätter vor, doch das hängt nur damit zusammen, dass, je nach den Raumverhältnissen, einzelne ihrer Anlagen verschmolzen bleiben, andere sich hingegen in einzelne Abschnitte spalten. Im allgemeinen pflegt so die Zahl der Perigonblätter an der männliche Blüthe schliesslich etwas grösser als an der weiblichen zu werden, entsprechend dem grösseren Umfange den die männliche Blüthenanlage alsbald gewinnt. Die Stellung jeder einzelnen Blüthenanlage, die mit ihrer Hinterseite der Abstammungsachse bezw. einer Blattanlage des nächst höheren Quirls dieser Achse angelehnt ist, mit der rechten und der linken Flanke ihrer Vorderseite an die beiden angrenzenden Blattanlagen desselben Quirls stösst, bringt es mit sich, dass sich die Perigonblätter besonders auf den freien Raum nach vorn und die rechts und links gelegenen hinteren Flanken vertheilen. Die in unseren Fig. 1 bis 3, Taf. IX dargestellten medianen Längsschnitte junger, weiblicher Blüthenanlagen zeigen demgemäss die Perigonbildung an der vorderen Seite gefördert. Bei der Umfangszunahme, welche die Anlage der männlichen Blüthe erfährt, pflegt sie den räumlichen Verhältnissen gemäss schliesslich einen mehr oder weniger deutlich dreieckigen Umriss zu erhalten. Aufeinanderfolgende Querschnitte, durch solche Blüthenanlagen geführt, zeigen an ihrer Basis dann solche Vertheilungen der Perigonblätter wie sie in unseren Figuren 42, 43, Taf. XI zu sehen sind. Sowohl an der weiblichen wie an der männlichen Blüthe werden die Perigonblätter nur als schmale, wenigschichtige Gebilde ausgestaltet und zwar bleiben sie an der männlichen Blüthe durchweg noch dünner als an der weiblichen Blüthe, erreichen aber im Allgemeinen eine etwas grössere Breite. Wie an allen sonstigen Blattgebilden von *Ceratophyllum* wächst ihr Scheitel in der Mittellinie alsbald in jene Zotten aus, deren Zellen durch stark lichtbrechenden Inhalt ausgezeichnet sind, während ihre Kanten weiterhin je eine Borste erzeugen (Fig. 61, Taf. XI). Die Ausbildung der mit stark lichtbrechendem Inhalt erfüllten Zotten ist eine sehr ergiebige (Fig. 7, Taf. IX, Fig. 40, Taf. XI). — In den Blüthen beider Geschlechter bleiben die Perigonblätter ohne Gefässbündel, so dass auch jener

Anknüpfungspunkt für die Bestimmung ihrer Zahl ausfällt. Würden sie Gefässbündel erhalten, so hätte man freilich wieder die schon erwähnte Thatsache zu berücksichtigen, dass auch die Blätter der Wirtel am vegetativen Spross zwar nur mit einem Bündel versorgt werden, diese Blattbündel aber sowohl von ihrer Ursprungsstelle an gleich gesondert, als auch zunächst zu zwei ja selbst drei vereinigt, den Centralcylinder verlassen. — Der in eine Blüthe eintretende Gefässbündelcylinder hat in ihr somit nicht das Perigon, sondern erst den Fruchtknoten oder die Staubblätter zu versorgen. Innerhalb der weiblichen Blüthenachse spaltet sich der eingetretene Gefässbündelcylinder alsbald in zwei gleich starke, median orientirte Aeste, von denen der eine in die Dorsallinie des Fruchtknotens, der andere in die Bauchnaht tritt. Der erste erlischt in der Fruchtknotenwandung, kurz bevor die Insertionsstelle des Griffels erreicht ist, der letzte biegt in gleicher Höhe in die Samenanlage ein, um sich in deren Chalaza auszubreiten. In der männlichen Blüthe versorgt der Gefässbündelcylinder die nach einander abgehenden Staubblätter, bis er sich schliesslich erschöpft.

Dass in der weiblichen Blüthe auf den vielgliedrigen Perigonwirtel ein median nach vorn orientirtes Fruchtblatt folgt, ist aus den Raumverhältnissen bei der Anlage leicht zu begreifen. Denn dieses Fruchtblatt kommt in die Lücke zu stehen, welche die beiden angrenzenden Blätter des Laubwirtels zwischen sich lassen. Genau an derselben Stelle wird das erste Staubblatt in der männlichen Blüthe angelegt und darin könnte man, wenn weitere Stützen noch nöthig wären, einen Beweis mehr für die einblättrige Natur und die dem einen Fruchtblatt von uns zugewiesene Stellung in der weiblichen Blüthe erblicken. Eichler[1]) giebt 10 bis 20, Engler[2]) 12 bis 16 Staubblätter in der männlichen Blüthe von *Ceratophyllum* an. Beides kann je nach Umständen stimmen. Nach Eichler sollen die Staubblätter in ihrer Anordnung keine bestimmte Beziehung zu Perigon oder Abstammungsachse zeigen, sie seien vielmehr über dem Blüthenboden köpfig gehäuft und gehörten möglicherweise zu mehreren Quirlen. Nach Engler sind sie spiralig angeordnet. Aus zahlreichen Querschnittserien durch männliche Blüthen, die ich untersuchte, geht hervor, dass mit dem ersten median nach vorn orientirten Staubblatte in der That eine

1) l. c., p. 68.
2) l. c., p. 10.

Spiralstellung anhebt, die ich in einzelnen als typisch ausgebildete $^2/_5$-Stellung vorfand (Fig. 42, Taf. XI). Meist freilich wird der seitliche Abstand der auf einanderfolgenden Staubblätter nicht in strenger Regelmässigkeit eingehalten. Unter Umständen fand ich die innersten Staubblattanlagen in fast decussirter Stellung vor (Fig. 43, Taf. XI).

Die Entwicklung der männlichen Blüthe von *Ceratophyllum* hält ziemlich lange an (Fig. 40, Taf. XI). Da die Anlagen der männlichen Blüthen weit zahlreicher als jene der weiblichen sind, so trifft man sie sehr häufig an Längsschnitten durch die Sprossspitze. Da bestätigt denn auch jeder mediane Längsschnitt die bereits gemachte Angabe, dass das älteste Staubblatt median vorn steht. Dieses Staubblatt weist unter Umständen schon je zwei Kerne in seinen Pollenzellen auf, während die innersten Staubblattanlagen sich eben erst als Höcker aus dem fast bis zuletzt noch merklich verjüngenden Vegetationskegel erheben. Schliesslich wird aber doch das Gewebe des Vegetationskegels in diesen Bildungen erschöpft.

Die Staubblätter von *Ceratophyllum* sind sehr kurz gestielt, fast auf ihre Antheren beschränkt (Fig. 41, Taf. XI). Sie tragen in der Mitte ihres Scheitels die uns schon bekannte Zotte aus stark lichtbrechenden Zellen und je eine Borste an den beiden Kanten. Jedes Staubblatt erhält ein Gefässbündel aus der Blüthenachse, das sich im Connectiv aufwärts fast bis zu dessen Scheitel fortsetzt. Die Antheren sind vierfächerig, extrors. Die Entwicklung der Thecae vollzieht sich in der für Angiospermen typischen Weise durch Viertheilung einer hypodermalen Zellschicht an der von der Blüthenachse abgewandten Seite der Anlage. Diese Zellschicht theilt sich zunächst in eine innere und eine äussere und liefert aus der inneren, durch weitere Theilungen, die Pollenmutterzellen, aus der äusseren schliesslich drei Zelllagen, deren innerste etwas anschwillt, mit protoplasmatischem Inhalt sich anfüllt und Tapetenzellen liefert, deren mittlere flach bleibt und sich weiterhin theilweise mit stark lichtbrechendem Inhalt füllt, deren äussere etwas höher wird, doch ohne jene Verdickungsleisten auszubilden, die ihr bei Landpflanzen die Bezeichnung „fibröse Schicht" verschaffen (Fig. 44, Taf. 11). Dass jene Art der Verdickung in den Pollensackwänden von submers blühenden Wasserpflanzen unterbleibt, ist, wie bekannt, eine ganz allgemeine Erscheinung. Besonders belehrend ist in dieser Beziehung das Verhalten der

Gattung *Callitriche*, indem, nach den Untersuchungen von Hegelmaier[1]), die Vertreter der über Wasser blühenden Eucallitricheen eine Faserschicht in ihren Antheren besitzen, die unter Wasser blühenden Pseudocallitricheen aber nicht. Auch bei Eucallitricheen, wie *C. hamulata* und *C. verna*, fand Hegelmaier unter Umständen die Faserschicht nur spurweise angedeutet. Es lag ihm nahe zu vermuthen, dass die sich so verhaltenden Antheren ihre Entwicklung submers vollzogen hatten. Derartige Antheren „springen in der Regel nicht auf, sondern gehen ungeöffnet durch Zersetzung zu Grunde". In jener allgemeinen Erscheinung des Ausbleibens der Leistenbildung in den Pollensackwandungen submers blühender Gewächse liegt jedenfalls ein instructiver Fall der unmittelbaren Bewirkung durch das umgebende Medium vor. Es handelt sich, wie ich aus meinen diesbezüglichen Untersuchungen entnehmen möchte, im wesentlichen um einen hemmenden Einfluss, den das Medium auf den Gang der Entwicklung ausübt. Alle Phasen der Anlage und Ausbildung der Thecae verlaufen da zunächst wie bei verwandten Landpflanzen, bis dass der Augenblick kommt, wo der Einfluss der Atmosphäre zur Auslösung der Faserbildung nothwendig wird. Das Unterbleiben dieser Auslösung in einer unbegrenzten Zahl aufeinanderfolgender Generationen schwächt, allem Anschein nach, die Fähigkeit zu derselben, so dass schliesslich eine Ueberführung in Luft auch nicht mehr genügt, um den Vorgang zu veranlassen. Nicht anders als für den hier erörterten Fall der Faserbildung in der Antherenwandung dürfte aber das Problem auch für andere complicirtere Verhältnisse liegen. So weit ich aus unmittelbaren Beobachtungen am spontanen Standort folgern konnte, ist *Ceratophyllum submersum* an der Luft nicht mehr befähigt, leistenförmige Verdickungen in seiner Antherenwandung zu bilden. Zum mindesten habe ich solche nicht an blühenden Sprossen, die über Wasser gelangt waren, finden können. Da der Wasserstand des Weihers, aus dem ich mein Material schöpfte, in Folge der anhaltenden Dürre sehr gesunken war, ragten, namentlich an den Ufern, viele Pflanzen aus dem Wasser hervor, waren dort zum Theil ganz auf Schlamm gerathen. Sowohl an solchen noch lebenden, wie auch durch längeren Aufenthalt an der Luft schon abgestorbenen Sprossen, fehlte eine Faserschicht in der Antherenwandung. Es lag also, allem Anschein nach, eine erblich gewordene Unfähigkeit

1) Monographie der Gattung *Callitriche*, 1864, p. 38.

vor, diese Faserschicht auszubilden. Dass sie auf den anhaltenden Einfluss des Wassers zurückzuführen sei, machen aber die Callitricheen, deren über Wasser blühende Arten eine Faserschicht in der Antherenwandung besitzen, die unter Wasser blühenden aber nicht, mehr als wahrscheinlich. Für solche directe Anpassung, die nicht erst Folge von Zuchtwahl ist, wächst aber das wissenschaftliche Material jetzt immer mehr an, und es leuchtet ein, dass diese directe Anpassung mit einem Schlag die weitgehende Uebereinstimmung von Gewächsen extremer Standorte: von Wasser- Wüsten-, Hochgebirgspflanzen uns weit verständlicher macht.

In den Kernen der Pollenmutterzellen, wenn diese zur Theilung sich anschicken, tritt in gewohnter Weise eine Sonderung der Chromosomen ein, deren Zahl sich auf 12 bestimmen lässt (Fig. 45, Taf. XI). Ein Vergleich mit den Theilungsfiguren im Vegetationspunkte (Fig. 57, Taf. XI) lehrt ohne weiteres, dass dort die Chromosomenzahl weit grösser ist, und sehr wohl das Doppelte betragen dürfte. Bei der sehr geringen Grösse der Chromosomen können freilich Zählungen in den Geweben nicht zu einem ganz genauen Ergebniss führen. Die erste Theilung der Pollenmutterzellen wird von der Bildung einer sehr zarten Trennungswand begleitet, worauf die Theilungen in den beiden Tochterzellen innerhalb derselben Ebene oder sich rechtwinklich schneidenden Ebenen erfolgen. Nicht ohne weiteres ist es möglich die Aehnlichkeit zu constatiren, welche die langen, an ihren Enden meist gebogenen Kernspindeln in den Pollenmutterzellen von *Ceratophyllum* mit jenen von *Nymphaea* zeigen[1]). Sie sind auch wie bei *Nymphaea* mit ihren Enden an der Hautschicht der Protoplasten befestigt (Fig. 46, Taf. XI). Durch ihre Schmächtigkeit erinnern diese Kernspindeln auch an jene in den Pollenmutterzellen von *Asclepias*[2]). Auffallend ist die sehr geringe Dicke der Pollenmutterzellwandung, wie denn auch die vier Pollenzellen nur sehr dünne Häute erhalten. Sehr rasch folgt auf die Anlage dieser Pollenzellen die Theilung ihres Kerns und die Abgrenzung der kleinen generativen Zelle (Fig. 48 *a* u. *b*, Taf. XI). Die beiden Kerne, der generative und der vegetative,

1) Guignard, Les centres cinétiques chez les végétaux. Ann. des sc. nat. Botan. 8e sér., T. VI, 1898, Taf. 9, 10; — E. Strasburger, Ueber Reductionstheilung, Spindelbildung etc. Histol. Beitr. Heft VI, 1900, p. 160 und Fig. 156—172, Taf. III und IV.

2) Einige Bemerkungen zu der Pollenbildung bei *Asclepias*. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 1901, p. 450, Taf. XXIV.

sind bei ihrer Entwicklung durchaus gleich (Fig, 48*a*, Taf. XI). Da mir unzählige Theilungsbilder von diesem Zustand vorlagen, so habe ich sie nochmals auf das eingehendste geprüft. Für die Annahme, dass irgend welche Scheidung der Merkmale bei obigem Theilungsschnitt sich vollziehen könnten, fehlen auch in diesem Falle jegliche morphologischen Anknüpfungspunkte. Wohl aber stellen sich bei der weiteren Ausbildung der beiden Kerne, nachdem sie durch eine Scheidewand gesondert wurden, alsbald Unterschiede ein. Der generative Kern bleibt weit kleiner als der vegetative, ohne zunächst wesentlich dichter zu erscheinen. Der vegetative Kern bildet ein grosses Kernkörperchen aus, während nur ein sehr kleines dem generativen Kern zukommt. Ueberhaupt ist die stets geringe Grösse, in welcher der generative Kern dauernd verharrt, auffällig. Doch wird er allmählich inhaltsreicher und kann dann leicht für ein Kernkörperchen, der Umriss der generativen Zelle für die Kernwandung, gehalten werden (Fig. 49 bis 51, Taf. XI). Wie aus der Schilderung und den Abbildungen von Guignard[1]) hervorgeht, erfolgt auch bei *Najas* die Theilung der Pollenzellen sehr früh, noch während sie in Tetraden verbunden sind und verhalten sich die beiden erzeugten Kerne ganz ähnlich wie jene des *Ceratophyllum*-Pollens. Auch *Zostera* schliesst nach den letzten Untersuchungen von Rosenberg[2]) in ihrem Verhalten hier nahe an, so dass es sich um Vorgänge zu handeln scheint, welche bei submers blühenden Pflanzen wiederkehren. Erst nach vollzogener Theilung in den Pollenzellen beginnt die aus ziemlich flachen, doch inhaltsreichen Zellen gebildete Tapetenschicht zu schwinden. Dann runden sich die Pollenkörner gegen einander ab, wobei sich nachweisen lässt, dass die zarten, zwischen ihnen vorhandenen Pollenmutterzellwände verquellen. Der reife Pollen von *Ceratophyllum* ist dicht mit Stärke erfüllt, eine bei Wasserpflanzen ebenfalls sehr allgemeine Erscheinung. Seine Gestalt wird als oval, oder auch als unregelmässig, mehr oder weniger länglich angegeben; in Wirklichkeit ist der reife Pollen von *Ceratophyllum submersum*, der Hauptsache nach, entsprechend einer Bezeichnung, die Hugo von Mohl für ähnlich gestaltete Pollenkörner anwandte[3]), „von oben

1) Le développement du pollen et la réduction chromatique dans le *Najas major*, Archives d'Anat. microsc. publ. par Balbiani et Ranvier, t. II, 1899, p. 473.

2) Ueber die Pollenbildung von *Zostera*, Meddelanden från Stockholms Högskolas Botan. Inst. 1901. Sonderabdr. p. 16.

3) Ueber den Bau und die Formen der Pollenkörner, 1834, p. 53.

nach unten etwas plattgedrückt, im Aequator dreieckig (Fig. 55, Taf. XI). Die sehr stumpfen Ecken springen warzenförmig vor. Nicht selten sind vier oder fünf solcher Warzen vorhanden und damit die Gestalt des Kornes weit unregelmässiger. Die Haut zeigt sich auch am reifen Korn sehr dünn, und da sie ganz glatt und einfach bleibt, so wurde diesen Körnern eine Exine abgesprochen. Ihrer Entstehung nach ist aber diese Haut thatsächlich eine Exine, während eine Intine, welche bei den an der Luft blühenden Gewächsen später der Exine von innen aus angelagert wird, hier nicht zur Ausbildung gelangt. Auch zeigt die einzige Pollenhaut von *Ceratophyllum* durchaus nicht alle jene Eigenschaften, welche einer Intine sonst eigen zu sein pflegen. Im allgemeinen heisst es, dass die einzige Pollenhaut der submers blühenden Gewächse sich in starker Schwefelsäure alsbald löse. Diese Angabe trifft für *Ceratophyllum* nicht zu. Ihre Pollenhaut widersteht selbst concentrirter Schwefelsäure. Da der stärkereiche Inhalt der Pollenkörner gleichzeitig quillt, so wird die Pollenhaut dabei vielfach gesprengt und schrumpft als dünnes faltiges Häutchen zusammen, schwindet aber auch dann nicht. Mit Chlorzinkjodlösung wird keinerlei merkliche Färbung erzielt. Auch Congoroth bleibt unwirksam, während Methylenblau die Pollenhaut stark violett tingirt, dem Inhalt des Korns aber rein blaue Färbung verleiht. Congoroth ist bekanntlich ein Reagens auf Cellulose; Methylenblau pflegt stark cutinisirten [1]) Exinen eine matt-grünblaue, den Intinen eine leuchtend-blaue, etwas in Violette spielende Färbung zu verleihen. Letztere ist für Pectinverbindungen charakteristisch. Aus all dem angeführten Verhalten lässt sich demgemäss schliessen, dass die Pollenhaut von *Ceratophyllum* cutinisirt ist, wenn auch nicht in dem Maasse wie bei den an der Luft blühenden Pflanzen. Auch mag sie etwas Pectinverbindungen enthalten. In ihrer Dicke steht sie unter allen Umständen der Exine der meisten Luftblüthler nach. Interessant ist die Angabe von Hegelmaier [2]), dass er bisweilen auch Pollenkörner der normaler Weise an der Luft blühenden *Callitriche hamulata* ohne „Exine“ fand. Es spräche die grösste Wahrscheinlichkeit dafür, dass Antheren, die solche Pollenkörner führen, sich unter Wasser entwickelt hätten, „da der Pollen anderer

1) Die Bezeichnung „cutinisirt“ mit jener Einschränkung hier gebraucht, wie ich sie im Botanischen Practicum, III. Aufl. 1897, p. 517, näher motivirte.

2) Monographie der Gattung *Callitriche*, 1864, p. 41.

Antheren die gewohnte Beschaffenheit zeigte". „Nicht ganz reifer Pollen anderer Arten" der an der Luft blühenden Eucallitricheen wies „ebenfalls keine oder eine unvollkommen entwickelte Exine auf." Zweifellos handelt es sich also auch bei den Eigenheiten, welche der Pollen submerser Pflanzen zeigt, um einen hemmenden Einfluss des Mediums, welcher bewirkt, dass die Pollenhaut entweder nur unvollkommen oder überhaupt nicht cutinisirt. Dadurch dürfte correlativ des weiteren auch die Bildung einer Intine nicht ausgelöst werden. Bekannt ist, dass an submersen Theilen der Wassergewächse die Cutinisirung der Oberfläche auch sonst starke Einschränkung erfährt.

Auch an solchen Pollenkörnern von *Ceratophyllum submersum*, die auf dem Griffel der weiblichen Blüthen ausgetrieben hatten, vermochte ich das Vorhandensein einer Intine nicht zu constatiren. Es schien vielmehr, als wenn die zuvor besprochene Pollenhaut trotz ihrer Cutinisirung zum Pollenschlauch ausgewachsen wäre.

Während die Thecae in den Staubblättern von *Ceratophyllum* reifen, bilden sich auch die verhältnissmässig weiten Lufträume in den oberen Enden dieser Staubblätter aus, jener Apparat, den Fr. Ludwig als „Auftrieb" bezeichnete (Fig. 41, Taf. XI). Das, was ich bis jetzt nicht angegeben finde, ist, dass ähnliche Lufträume wie im oberen Staubblattende auch im ganzen Connectiv, jenseits des Gefässbündelstranges, sich befinden. Diese lufterfüllten Räume machen das Staubblatt specifisch leichter als das umgebende Wassser, wodurch schliesslich die Befreiung der Staubblätter aus der Blüthe bewirkt wird. Dass reife Staubblätter sehr leicht an ihrer Insertionsstelle sich von der Blüthenachse abtrennen lassen, kann man feststellen, indem man sie mit einer Nadel berührt. Die zarten Perigonblätter üben keinerlei Druck auf den Inhalt der Blüthe aus und tragen zur Befreiung der Staubblätter durchaus nicht bei. Das frei gewordene Staubblatt steigt im Wasser empor, wobei es, da es auch im Connectiv Luft führt, seine Thecae schräg abwärts wendet. Es erreicht so entweder die Oberfläche des Wassers, oder bleibt, was sehr häufig vorkommt, in den Blattwirteln der Sprosse stecken. Nunmehr wird der Pollen entleert. H. Schenk spricht in seiner Biologie der Wassergewächse[1]), dort, wo er die submers blühenden Arten von *Callitriche* behandelt, die Vermuthung aus, es könnte bei letzteren das Oeffnen der Antheren

1) Bonn, 1886, p. 119.

durch eine stark aufquellende Substanz veranlasst werden, welche von der Tapetenschicht herrühre und die Wandung an der Dehiscenzlinie sprenge. In der allgemeinen Erörterung des Aufspringens der Antheren bei submers blühenden Gewächsen erklärt er dann aber ausdrücklich, dass die Factoren, welche dieses Aufspringen bewirken, noch unbekannt seien[1]). Nach meinen Untersuchungen an *Ceratophyllum submersum* ist es der Druck, den der Inhalt der Pollensäcke auf die Antherenwandung ausübt, der schliesslich das Oeffnen der Säcke veranlasst. Damit dieses aber an der erforderlichen Stelle erfolge, gehen ihm anderweitige Erscheinungen voraus. Nach der Resorption der Tapetenschicht wird die nächst äussere, inhaltsarme, stark gedehnte Zellenschicht ganz zerquetscht. Zugleich werden die Zellen der zwischen den beiden Pollensäcken jeder Antherenhälfte befindlichen Scheidewände gedehnt, flachgedrückt, und schliesslich ebenfalls mehr oder weniger vollständig desorganisirt. Zuvor war, während die Pollensäcke sich nach aussen vorwölbten, in Folge des von der sie trennenden Scheidewand ausgeübten Widerstandes, vor dieser eine Falte in der Antherenwandung entstanden (Fig. 44, 52, Taf. XI). Die Aussenwandung der Epidermiszellen pflegt diese Faltung besonders scharf zu zeigen. Mit der Desorganisation der Scheidewand hört der von ihr ausgehende Zug auf. Ihre Desorganisation setzt sich aber auch auf das vor ihr befindliche, hypodermale Gewebe fort, das in zahlreichen Zellen stark lichtbrechenden Inhalt führt. Zugleich beginnen die Mittellamellen zwischen Epidermis und der hypodermalen Zellenschicht an der Antherenwandung zu verquellen. Die Folge ist, dass sich die Epidermis von dem inneren Gewebe vor der Scheidewand ablöst und ihre Falte ausgleicht (Fig. 53, Taf. XI). Die Verquellung der Mittellamellen setzt sich aber auch seitlich zwischen die Epidermiszellen bis zu deren Aussenfläche an dieser Stelle fort und das hat zur Folge, dass schliesslich der Inhalt der sich vereinigenden beiden Säcke jeder Antherenhälfte die Epidermis hier aufreisst (Fig. 54, Taf. XI). Es sind mehrere Zellreihen der Epidermis vor jeder Scheidewand, deren Mittellamellen verquellen, daher die Trennungslinie in der Wandung mehr oder weniger unregelmässig verläuft. Die wiederholt gemachte Angabe, dass sich die Thecae von *Ceratophyllum* am Scheitel öffnen sollten, ist nicht zutreffend. Die Thecae öffnen sich vielmehr bei diesen Pflanzen an der nämlichen Stelle

1) l. c., p. 124.

wie sonst die longitudinal aufspringenden Antheren. Nur entspricht die Art ihres Oeffnens den Bedingungen des submersen Lebens. Sie ergiebt sich eigentlich fast unmittelbar aus der Hemmung, welche die Ausbildung der Antherenwandung erfuhr. Denn das muss einen erhöhten Druck des Inhalts der Pollensäcke auf die Wandung zur Folge haben. Eine Lockerung des Zellverbandes in der Dehiscenzlinie dürfte andererseits auch bei Landpflanzen in den Mechanismus des Aufspringens fördernd eingreifen.

Ich erwähnte zuvor schon, dass die Zahl der männlichen Blüthen an den Sprossen im Verhältniss zu den weiblichen eine relativ sehr grosse ist. Beachtet man zugleich die bedeutende Zahl der Staubblätter in jeder männlichen Blüthe und die auffallende Menge von Pollenkörnern in jedem Pollensack, so geht daraus hervor, dass bei dieser Wasserpflanze, ähnlich wie bei Windblüthlern, für die Ueberwindung schwieriger Bestäubungsverhältnisse nach Möglichkeit gesorgt ist und dass den Mängeln der Einrichtung durch Massenproduction von Pollen entgegengewirkt wird. Da die Staubblätter jeder Blüthe nach einander reifen, so wird auch durch ununterbrochene Lieferung von Pollen dafür gesorgt, dass der richtige Augenblick der Bestäubung für keine einzelne der reifenden weiblichen Blüthen verpasst werde. So setzen in der That auch die meisten weiblichen Blüthen Frucht und Samen an.

Die Vorgänge, die in der Samenanlage zur Bildung der Embryosackmutterzelle führen, sind im wesentlichen dieselben, denen die Pollenmutterzellen in dem jungen Staubblatt ihre Entstehung verdanken. Eine hypodermale Zelle der axilen Zellreihe in der Samenanlage erfährt eine Quertheilung und die innere der beiden Schwesterzellen ist es, aus der die Embryosackmutterzelle hervorgeht (Fig. 8, Taf. IX). Das giebt sich an ihrer Grössenzunahme, der Anschwellung ihres Zellkerns (Fig. 8 und 9, Taf. IX), vor allem aber daran zu erkennen, dass ihr Zellkern in den nächsten Theilungsschritt mit zur Hälfte reducirter Chromosomenzahl (Fig. 9*b* und 10, Taf. IX) eintritt. Dass letzteres der Fall ist, lehrt sofort der Vergleich dieses im Spindelstadium befindlichen Zellkerns (Fig. 10, Taf. IX) mit der Kernspindel einer beliebigen anderen Zelle des Nucellargewebes (Fig. 58, Taf. XI). Während die Embryosackmutterzelle sich vergrössert und zur Theilung anschickt (Fig. 11, Taf. IX), führt ihre nach aussen gelegene Schwesterzelle, sowie deren Nachbarzellen, wiederholte Quer- und Längstheilungen aus, wodurch die Embryosackmutterzelle schliesslich ziemlich tief in dem

entsprechend vorgewölbten Nucellus zu liegen kommt. Die Embryosackmutterzelle selbst theilt sich quer in zwei Zellen und diese wiederholen die Theilung, die untere der beiden stets quer, die obere auch wohl schräg, so wie es die Fig. 12, Taf. IX zeigt. Es geht somit bei *Ceratophyllum* die typische Vierzahl von Embryosackanlagen aus der Embryosackmutterzelle hervor. Die unterste der vier Zellen zeichnet sich von Anfang an durch ihre Grösse aus (Fig. 12, Taf. IX), verdrängt hierauf, weiter wachsend, die drei andern. Die Kerntheilungsvorgänge in ihrem Innern spielen sich mit der bekannten Raumvertheilung ab (Fig. 13 und 14, Taf. IX) und liefern schliesslich den Eiapparat, die Gegenfüsslerinnen und die Polkerne. So weit, bei der Seltenheit der Theilungsbilder, die selbst bei endloser Häufung der Präparate wenig zahlreich bleiben, ein sicherer Schluss möglich ist, führen die Zellkerne in den Nachkommen der Embryosackmutterzelle, somit nach erfolgter Zahlenreduction, je zwölf Chromosomen. — In der Zeit, in welcher die Kerntheilungen in der Embryosackmutterzelle beginnen, fängt auch das einzige Integument der atropen Samenanlage an, sich vorzuwölben. Es ist zunächst ziemlich dick, etwa vier Zelllagen stark, wächst dann aber weiter an den Rändern als zweischichtige und schliesslich als nur einschichtige Hülle fort. An der der Abstammungsachse zugekehrten Seite der Samenanlage ist das Wachsthum des Integuments etwas ergiebiger, so dass die meist ziemlich weit bleibende Mikropyle der Vorderseite des Fruchtknotens zugewandt ist. Das Bild eines fertigen Embryosackes mit dem anschliessenden Gewebe des Nucellarscheitels wird uns durch die Fig. 16, Taf. IX vorgeführt. Sie ist einem medianen Längsschnitt durch die Samenanlage entnommen. Die Polkerne findet man auf diesem Entwicklungszustand entweder schon vollständig mit einander verschmolzen oder, wie in Fig. 16, Taf. IX, einander nur angeschmiegt.

Die Umgrenzung der Eizelle und der Synergiden ist äusserst zart (Fig. 16, Taf. IX) und leidet meist bei der Präparation. Das Ei ist einseitig an der Embryosackwandung befestigt; die beiden Synergiden setzen hingegen an das Mikropylende des Embryosackes unmittelbar an. Je nach der Lage, in welcher der Eiapparat sich befindet, zeigen die Schnitte somit das Ei vor oder hinter den beiden Synergiden, oder das Ei einseitig und daneben die eine Synergide, die die andere deckt. Es sind das bekannte Bilder, wie ich sie schon 1877, etwa für Orchideen, abgebildet

habe[1]) und würde ich auf sie nicht eingehen, wenn das nicht für das spätere Verständniss der Orientirung, welche die Embryonalanlage zeigt, und der Vertheilung der Endospermzellen an derselben nothwendig wäre. Im allgemeinen bekommt man am radialen Längsschnitt das Ei vor den beiden Synergiden, wie in Fig. 16, Taf. IX, auf tangentialen Längsschnitten neben den Synergiden zu sehen, wenn ich auch nicht bestimmt versichern kann, dass hiervon keine Ausnahmen bestünden.

Querschnitte, welche durch den Griffel der empfängnissfähigen Blüthe geführt werden, zeigen ihn in seinen unteren Theilen rund, und dort mit einem queren Spalt, dem Staubweg, im Innern versehen (Fig. 15*d*, Taf. IX). In halber Höhe des Griffels hört dessen vordere Hälfte, sich nach dem Staubweg zu stumpf abrundend, auf; die hintere Hälfte setzt in sanfter, nach der Abstammungsachse gerichteter Krümmung den Griffel fort. Sie ist an ihrer vorderen, nach oben gekehrten Seite etwas rinnenförmig ausgehöhlt (Fig. 15*b*, Taf. IX). Dass irgend welche ihrer Zellen zu Papillen auswachsen sollten[2]), habe ich in keinem Falle beobachtet. Wohl aber weist der Umstand, dass nicht selten kleine Fremdkörper an der Stelle, wo die vordere Griffelhälfte aufhört, haften, darauf hin, dass dort eine, wenn auch nur geringe, Schleimabsonderung stattfindet. An medianen Längsschnitten (Fig. 15*a*, Taf. IX) lässt sich der Staubweg leicht durch den Griffel bis in den Fruchtknoten verfolgen. Die hängende, atrope Samenanlage füllt die Fruchtknotenhöhle fast vollständig aus; ihre am Grunde des Fruchtknotens befindliche, weite Mikropyle ist etwas nach vorn gerichtet (Fig. 15*a*, Taf. IX).

Der Pollen von *Ceratophyllum submersum* besitzt ein nur wenig höheres specifisches Gewicht als das Wasser und sinkt daher ganz langsam in diesem hinab, wenn er aus den Pollensäcken austritt. Wie schon erwähnt wurde, sind die Griffel der weiblichen Blüthen in ihrer oberen Hälfte etwas rinnenförmig vertieft, nach der Abstammungsachse zu gebogen und stets so orientirt, dass sie ihre Rinne schräg aufwärts kehren. Die blühenden Sprosse steigen im Wasser mehr oder weniger steil empor, wodurch eine richtige Orientirung der Griffel ermöglicht wird. Die Winkel, welche die

1) Ueber Befruchtung und Zelltheilung, Taf. III.

2) John C. F. de Klercker giebt solche für *Ceratophyllum demersum* an (l. c., p. 11), doch ohne dass sie an der angeführten Figur sichtbar wären.



einzelnen Griffel mit der Abstammungsachse bilden, sind im übrigen je nach dem Einzelfall verschieden, und so weit ich feststellen konnte, stets den Bedürfnissen der Bestäubung angepasst. Diese verlangt nämlich, dass die langsam abwärts sinkenden Pollenkörner, wenn sie in ihrer Bahn auf einen Griffel treffen, seiner Rinne folgend, weiter hinabgleiten, bis sie durch das obere Ende der vorderen Griffelhälfte in ihrer Bewegung aufgehalten werden. An jener Stelle bleiben sie dann in der That auch liegen. Man trifft sie nur dort an. Die Angabe, der Griffel von *Ceratophyllum* sondere an seiner ganzen „Unterseite" Klebstoff aus, und fungire demgemäss seiner ganzen Länge nach als Narbe, trifft also durchaus nicht zu. Wohl aber spricht die häufige Ansammlung kleiner Fremdkörper an der Stelle, wo auch die Pollenkörner haften bleiben, dafür, dass dort etwas Schleim ausgesondert werde. Irgend welche Papillen sind an jener Stelle aber nicht vorhanden, die Zellen weder besonders geformt, noch mit anderem Inhalt versehen, als höher hinauf am Griffel, sodass die Annahme nahe liegt, der vorhandene Schleim stamme aus dem Staubwege. Diese Annahme liesse sich vielleicht auch durch die Angaben von Raciborski[1]) stützen, denen zu Folge bei *Cabomba*, *Brasenia* und *Nymphaeoideen* die Ovarhöhle mit Schleim ausgekleidet bezw. angefüllt ist. Von *Cabomba* wird noch im besonderen erwähnt, dass ihr Schleim sich aus der Ovarhöhle bis hoch in den Griffel fortsetze, freilich ohne dessen Narbe zu erreichen. — Bei *Ceratophyllum* wäre für Schleimbildung in der Fruchtknotenhöhle kein Raum vorhanden und ist die Schleimmenge an der Mündungsstelle des Staubweges unter allen Umständen auch sehr beschränkt.

Aus der hier gegebenen Schilderung geht hervor, dass auch die von Fr. Ludwig[2]) gemachte Annahme, dass gewisse von E. Rodier[3]) geschilderte, spontane Krümmungsbewegungen der *Ceratophyllum*-Sprosse fördernd in den Bestäubungsvorgang eingreifen sollten, nicht zutreffen kann. Denn für den Erfolg der

---

1) Die Morphologie der Cabombeen und Nymphaeaceen. Flora, Bd. 78, 1894, p. 250, 256, 267 und 271.

2) Die Thier- und Pflanzenwelt des Süsswassers, herausgeg. von O. Zacharias, Bd. I, 1891, p. 75.

3) Sur les mouvements spontanés et réguliers d'une plante aquatique submergée, le ***Ceratophyllum demersum.*** Comptes rendus de l'Acad. Paris, Bd. 84, 1877, p. 961, zweite Notiz in Bordeaux erschienen 1877, vergl. hierzu auch Charles Darwin, The Power of Movement in Plants, 1880, p. 211.

Bestäubung kommt es hier vielmehr darauf an, dass die Griffel möglichst lange jene Orientirung behalten, welche für die Aufnahme des abwärts sinkenden Pollens die günstigste ist. Die von Rodier verfolgten Krümmungen sollen zuweilen 200, selbst 220° betragen, des Vormittags sich in der einen, des Nachmittags in der andern, vom Lichte unabhängigen Richtung vollziehen. In dem Weiher, der mein Untersuchungsmaterial lieferte, bildete das *Ceratophyllum* so dicht gedrängte Rasen, dass dieser Umstand schon die Freiheit der Bewegung für die einzelnen Sprosse sehr einengen musste.

Wie in der grossen Menge des im Verhältniss zu der Zahl weiblicher Blüthen erzeugten Pollens *Ceratophyllum* an die anemophilen Pflanzen erinnerte, so ist in mancher Beziehung auch ihre Bestäubungsart nicht unähnlich jener der Pinaceen. Denn auch bei Tannen, Kiefern, Fichten und dergleichen mehr kommt der langsam sich senkende Pollen auf Gebilde, dort Frucht- oder Deckschuppen, die so gestaltet sind, dass er, an ihnen abwärts gleitend, zu seinem Bestimmungsort gelangt[1]).

An den Enden junger Laubblätter, der Perigonblätter und Staubblätter fallen in gleichem Maasse die einen stark das Licht brechenden Inhalt führenden Zotten auf (Fig. 59—61, Taf. XI), deren Zellen im frischen Zustande zunächst rein weiss oder auch mehr oder weniger stark rosenroth, später meist gelbbräunlich bis dunkelbraun gefärbt erscheinen. John E. F. de Klercker hielt bei *Ceratophyllum* diesen Zellinhalt für Gerbstoff; er gab an, sehr ausgesprochene Tanninreactionen von ihm erhalten zu haben[2]). Anders Raciborski[3]), der auf einen entsprechenden Körper bei *Myriophyllum* aufmerksam gemacht, seine weite Verbreitung auch bei andern Wasserpflanzen, darunter auch *Ceratophyllum,* nachwies. Raciborski nannte diesen Körper Myriophyllin. Er stellte fest, dass diesem Körper nicht die gewohnten Gerbstoffreactionen zukommen, dass er vielmehr durch eine Reihe von Eigenschaften ausgezeichnet sei, die für seine glukosidartige Natur sprechen. Mit concentrirter, warmer Eisenchloridlösung färbt sich dieser Körper braun, mit kalter Fehling'scher Lösung rothbraun, mit Vanillin-

1) E. Strasburger, Die Bestäubung der Gymnospermen, Jen. Zeitschr. f. Med. u. Naturwiss., Bd. VI, 1871, p. 251.

2) l. c., p. 4, 8, 9, 10 und 14.

3) Ueber die Inhaltskörper der *Myriophyllum*-Trichome. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1893, p. 348.

salzsäure und Coniferinsalzsäure purpurroth, um nur diese Reactionen anzuführen; er speichert viele Anilinfarbstoffe stark auf, ist in Chloralhydrat, Ammoniak und Eisessig löslich, hingegen nicht in concentrirter Salzsäure, Salpetersäure, Schwefelsäure, Pikrinsäure. Thatsächlich bietet es ein geradezu anziehendes Schauspiel, einen Gipfelspross von *Ceratophyllum* der Einwirkung von Fehling'scher Lösung, oder etwa von Vanillinsalzsäure auszusetzen. Die Reaction ist überaus leicht zu beobachten. Man braucht nicht Schnitte auszuführen, es genügt ein Sprossende abzutrennen, mit Deckglas zu bedecken und einen gelinden Druck auf dieses auszuüben. Der Sprossscheitel trennt sich dann von den älteren Achsentheilen ab, tritt aus den umgebenden Blattwirteln hervor und kann, nachdem man jene entfernte, leicht der Einwirkung der entsprechenden Reagentien ausgesetzt werden. Die Myriophyllinzotten an den jungen Blattanlagen zeigen sich alsbald intensiv gefärbt und treten nun scharf hervor. Das fällt ganz besonders dort auf, wo sie zuvor ganz farblos waren. Sie neigen allseitig um die Vegetationskegel zusammen; von den Scheiteln älterer Blattabschnitte sind sie aber alsbald verschwunden. Mit ihrem Absterben fällt an letzteren die Ausbildung der Borsten zusammen. Die nämlichen Erscheinungen sind an den Enden der Perigonblätter in den Blüthen beider Geschlechter und auch am Scheitel der Staubblätter zu beobachten. Dass auch das Fruchtblatt in seiner Mediane meist einen Anlauf zur Bildung einer Myriophyllin-Zotte nimmt, haben wir gesehen, letztere bleibt dort aber auf den ersten Stadien der Entwickelung stehen. Wie die Myriophyllin-Zotten um die Vegetationskegel der Sprosse und um Blüthenanlagen zusammenneigen, geht aus den zahlreichen Abbildungen dieses Aufsatzes hervor. Zu vergleichen wären im besonderen die Fig. 1*a*, Taf. IX und Fig. 56, Taf. XI. Ueberall empfängt man den Eindruck, dass es sich um den Schutz der jungen Theile gegen Thierfrass handle, und so ist denn schon auch diese Erscheinung von de Klercker[1]), H. Schenck[2]) und Stahl[3]) gedeutet worden. Bei *Ceratophyllum* sieht man sich des weiteren gedrängt, dem Myriophyllin selbst diese schützende Bedeutung beizulegen, da eine Schleimbildung von Seiten der Myriophyllin-

1) l. c., p. 8.

2) Vergl. Anat. d. submersen Gewächse, Bibl. Botan. No. 1, 1868, p. 9.

3) Pflanzen und Schnecken, Jen. Zeitschr. f. Med. u. Naturwiss. Bd. XXII, 1888, Sonder-Abdr. p. 38.

Zotten, die bei zahlreichen andern Wasserpflanzen erfolgt[1]) und in die man geneigt sein könnte, den Schwerpunkt zu verlegen, für *Ceratophyllum* nicht in Betracht kommen kann. Bei *Ceratophyllum* ist die Schleimbildung an den Myriophyllin-Zotten nur unbedeutend und von einer Umhüllung der jungen Anlagen mit einer Schleimhülle kann gar nicht die Rede sein. Das gilt nicht nur von den Sprossenden und den Blüthenanlagen von *Ceratophyllum submersum* zur Vegetationszeit, sondern auch von den Winterknospen von *Ceratophyllum demersum*, die ich auf ihr Verhalten prüfte. Wenn also A. J. Schilling[2]) von *Ceratophyllum demersum* angiebt: „Der Vorgang der Schleimbildung verläuft in der nämlichen Weise wie bei den Schleimorganen der Myriophyllen", er aber von *Myriophyllum spicatum* berichtet, dass dessen „junge Organe mit einer Hülle von Schleim versehen werden", so trifft das zum mindesten für *Ceratophyllum* nicht zu. Goebel sprach sich bekanntlich in seinen pflanzenbiologischen Schilderungen[3]) dahin aus, dass die Schleimbildungen an Wasserpflanzen einen „Schutz gegen das Wasser" gewähren. Der Schleim halte das Wasser sehr fest, erschwere seinen Durchtritt und verlangsame dadurch, was von Vortheil für die jüngsten Organe sein müsse, die osmotischen Processe in die Umgebung. Diese schützende Bedeutung der Schleimhüllen für Wasserpflanzen suchte A. J. Schilling dann allgemein zu begründen und auch die von H. Schenk[4]) ausgesprochene Ansicht zu entkräften, der Schleim könne sehr wohl seine Hauptbedeutung in dem Schutz der jungen Organe gegen Thierfrass oder gegen Algenbesiedelung haben. Im besonderen weist A. J. Schilling[5]) darauf hin, dass Winterknospen von *Elodea canadensis* trotz Schleimhülle in vielen Fällen einen von kleinen Thieren zerfressenen Vegetationskegel zeigen, und er führt eine Beobachtung von Raciborski an, der zufolge die zusammengerollten Hälften der Blätter von *Nuphar advena* grosse Mengen von Bakterien und Anguillulen beherbergen. Auch erinnert A. J. Schilling an die Schleimkanäle von *Gunnera* und schleimerfüllte Höhlen der *Azolla*-

1) A. J. Schilling, Anatomisch-biologische Untersuchungen über die Schleimbildung der Wasserpflanzen. Flora Bd. 78, 1894, p. 280.

2) l. c., p. 326, 327.

3) Zweiter Theil, p. 235.

4) Referat über Goebel's Pflanzenbiol. Schilderungen in der Botan. Ztg. 1893. Sp. 375.

5) l. c., p. 353, 354.

Blätter, die *Nostoc* aufnehmen. Dass die jungen Organe von *Ceratophyllum* keine Schleimhüllen besitzen, kann selbstverständlich nicht als Einwand gegen die Goebel'sche Deutung der Schleimhüllen bei anderen Wasserpflanzen gelten. *Ceratophyllum* mag eben über andere Einrichtungen verfügen, welche solche Schleimhüllen entbehrlich machen. Thatsächlich bleibt bei Behandlung der Sprossenden von *Ceratophyllum* mit concentrirter Schwefelsäure eine wohl entwickelte Cuticula auch vom Vegetationskegel und den jüngsten Blattanlagen zurück. Auf die wahrscheinlichen Beziehungen zwischen Schleimhüllen und Stärke der Cuticula hat aber schon Goebel hingewiesen. — Belehrend ist *Ceratophyllum* aber ganz besonders dadurch noch, dass bei ihm die schützende Bedeutung des Myriophyllins gegen Thierfrass rein in die Erscheinung tritt. „Dass das als „Myriophyllin" bezeichnete Secret zur Schleimbildung in keiner engeren Beziehung steht", fiel übrigens, wie die angeführte Stelle lehrt, auch schon A. J. Schilling[1]) auf. Er folgert das „unter anderem" aus der Thatsache, dass das Myriophyllin „sich z. B. bei *Nuphar luteum* auch in solchen Haargebilden, welche niemals zur Schleimbildung dienen, vorfindet". Andererseits gäbe es aber auch Schleimorgane, in deren Zellen dieser Körper niemals gebildet wird. — Das Myriophyllin ist nicht auf die Zotten der Blattgebilde bei *Ceratophyllum* allein beschränkt. Ueberall finden sich myriophyllinhaltige Zellen in den Geweben vertheilt, so besonders, wie schon de Klercker[2]) bemerkte, in den hypodermalen Zellschichten, in den die Luftlücken trennenden Zellschichten und wie ich hinzufügen kann, auch der Umgebung der Gefässbündel. Bereits de Klercker fand[3]), dass die Wände dieser Zellen cutinisirt sind. In den jugendlichen Geweben reagirt der Inhalt dieser Zellen zunächst so wie jener der Zotten; in dem Maasse aber, als die Gewebe älter werden, verändert sich augenscheinlich langsam ihre chemische Natur und sie bekommen auch mikroskopisch ein verändertes Aussehen. Während in jungen Zellen das Myriophyllin, als stark das Licht brechender, homogener Körper, den Innenraum der Zelle mehr oder weniger vollständig erfüllt, bildet es zuletzt eine fast körnige Masse. Auch Raciborski schilderte bereits die Veränderungen, welche der myriophyllin-

1) l. c., p. 349.
2) l. c., p. 4 u. 5.
3) l. c., p. 4.

haltige Inhalt in alternden Zellen erfährt und auch die Wandlungen der Farbe durch gelblich bis zu braun, die er dann an einzelnen Orten durchmacht. — Die myriophyllinhaltigen Zotten gehen an den Enden der jungen Blattabschnitte bei *Ceratophyllum* durch Zerstörung ihrer Zellen zu Grunde. Einzelne Membranreste bezeichnen zunächst noch ihre Stelle. Eine besondere Trennungsschicht wird am Grunde dieser Gebilde nicht angelegt. Die Stärke der rosenrothen Färbung der myriophyllinhaltigen Zellen hängt allem Anschein nach von der Intensität der Beleuchtung ab. Sie pflegt ausserdem, wie schon de Klercker bemerkte[1]), die blüthentragenden Sprosse auszuzeichnen.

Ein Pollenschlauch lässt sich nicht selten innerhalb der Staubwege und weiter abwärts in der Rückenlinie der Fruchtknotenwandung, zwischen dieser und der Samenanlage, bis zu der weiten, nach vorn gerichteten Mikropyle verfolgen. Er schwillt meist blasenförmig an, bevor es ihm gelingt, in das Nucellargewebe einzudringen. Er tritt in den Embryosack ein an der Insertionsstelle der Synergiden und gelangt so in Contact mit dem Ei. Die beiden Synergiden werden dabei sofort desorganisirt und erscheinen nur noch als stark lichtbrechende Inhaltsreste an der Wandung des Embryosackes. Es gelang mir nur einige Präparate zu erhalten, welche die Spermakerne in Contact mit dem Eikern und dem secundären Embryosackkern zeigte (Fig. 17 und 18, Taf. IX). Beide Spermakerne zeigten dieselbe wurmförmige Gestalt.

Alsbald stellen sich Theilungen des Endospermkerns ein. Sie eilen hier ganz besonders rasch den Theilungen des befruchteten Eies (Fig. 19, Taf. IX) voraus. Wenn dieses in die erste Theilung eintritt, ist vielfach schon eine grössere Anzahl von Endosperm zellen da (Fig. 19, Taf. IX). Die Endospermbildung spielt sich in eigner Weise ab. Zuerst wird durch eine queren Scheidewand der Embryosack in zwei Hälften zerlegt. Die zur Chalaza gekehrte Hälfte theilt sich zunächst nicht weiter und ihr Kern legt sich meist, wenn auch nicht immer, den Antipoden an (Fig. 26*b*, 20, Taf. X). Die der Mikropyle zugewandte Hälfte zerfällt hingegen sofort durch eine quere Wand wiederum in zwei gleiche Hälften, die sich ähnlich wie zuvor die beiden ersten Hälften des Embryosackes verhalten, indem zunächst nur die der Mikropyle nähere die Endospermbildung fortsetzt. Auch in dieser letzteren pflegt sich

1) l. c., p. 5.

noch derselbe Vorgang, wie in den beiden vorhergehenden Zellgenerationen zu wiederholen, was nach einigen weiteren Theilungsschritten zur Bildung eines kleinzelligen Gewebes im Mikropylende des Embryosackes führt. Dort weisen die entsprechend kleinen Zellen auch reichlicheren Inhalt auf, während die in der Richtung zur Chalaza an Grösse zunehmenden Zellen, auffallend inhaltsarm werden. Unsere Fig. 19, Taf. IX zeigt das befruchtete Ei in erster Theilung begriffen, wobei ohne weiteres die Verdoppelung der Chromosomenzahl in der Theilungsfigur auffällt. Die einseitige Insertion des Eies auf der Embryosackwand bringt es mit sich, dass die sich streckende Embryonalanlage eine mehr oder weniger schräge Stellung erhält. Diese pflegt, entsprechend der schon erörterten Orientirung des Eiapparates, sich vornehmlich an tangentialen Längsschnitten zu verrathen. Diese Stellung der jungen Embryonalanlage fiel auch schon John E. F. de Klercker auf[1]). Zwischen die Keimanlage und jene Embryosackwandung, von der sie fortwächst, keilen sich Endospermzellen ein (Fig. 22, 23, Taf. X). Die Gestalt der jüngsten Embryonalanlagen ist je nach den etwas schwankenden Raumverhältnissen, welche das Embryosackende ihnen bietet, etwas verschieden. Das Zellnetz im Innern der Anlage richtet sich aber nach ihrer äusseren Gestalt und zeigt demgemäss, wie unsere Fig. 20—24, Taf. X lehren, entsprechende Abweichungen. Alsbald ist eine vielzellige Anlage da (Fig. 25 und 26, Taf. X), die nunmehr beginnt, sich senkrecht zur Medianebene der Fruchtanlage abzuflachen. Hierauf wölben sich die beiden Kanten der abgeflachten Anlage vor (Fig. 27, 28, Taf. X); ihr Scheitel schwillt stärker an und man hat das Bild der Fig. 29, Taf. X vor Augen. Aus den beiden seitlichen Höckern gehen die Kotyledonen, aus dem mittleren Höcker die Plumula hervor. Das in unserer Fig. 30, Taf. X dargestellte, nächst folgende Stadium ist unmittelbar aus dem vorhergehenden der Fig. 29, Taf. X abzuleiten; es führt uns eine ganze, freigelegte Anlage von ihren beiden entgegengesetzten Seiten vor. Beim Vergleich meiner Figuren mit den de Klercker'schen[2]) wird man finden, dass sie im wesentlichen übereinstimmen. — Während Frucht- und Keimanlage sich weiter entwickeln und der Embryosack demgemäss an Grösse zunimmt, wachsen die Kotyledonen des Keimes zu walzenförmigen, an ihrer Innenseite etwas

1) l. c., p. 15, Taf. 3, Fig. 34—39.

2) l. c., Taf. 3.

rinnenförmig vertieften Gebilden aus, die in sanfter Krümmung der Embryosackwandung folgen. So kommen Bilder wie unsere Fig. 31, Taf. X zu Stande. Der Vegetationskegel des Keimes hat sich dann auch schon kräftig vorgewölbt und dicht über der Insertionsstelle der Kotyledonen zwei mit ihnen alternirende Blatthöcker angelegt (Fig. 37, Taf. X). Auf diese folgt, wie bereits Schleiden festgestellt hatte[1]), ein sechsgliedriger Blattwirtel, dessen sechs Glieder so vertheilt sind, dass vier mit den Kotyledonen und dem ersten Blattpaar alterniren, zwei vor die rinnenförmige Vertiefung der Kotyledonen fallen (Fig. 38, Taf. X). In der reifen Frucht reichen die Kotyledonen bis zum Chalazaende des Embryosackes (Fig. 32*a*, Taf. X). Der auffallend mächtig entwickelte, mit zahlreichen Blattanlagen besetzte Vegetationskegel springt zwischen ihnen weit vor. Er gleicht durchaus dem Vegetationskegel eines in Entwicklung begriffenen Sprosses der fertigen Pflanze (Fig. 32*a*). Der kegelförmige, nicht minder kräftig entwickelte, basale Theil des Keimes zeigt auch nicht die Spur einer Wurzelanlage (Fig. 31*b*, 32*b*, Taf. X). An der Ansatzstelle der Kotyledonen tritt in diese je ein Gefässbündel ein (Fig. 31, 32, Taf. X). Von derselben Stelle aus ist der Gefässbündelcylinder aufwärts in die Plumula zu verfolgen, während abwärts das basale Ende des Keimes nur einen centralen Strang etwas langgestreckter Zellen erhält, die eine weitere Differenzirung nicht erfahren (Fig. 31*b*, 32*b*, Taf. X). Der Keim nimmt schliesslich grüne Färbung an. Während seine Entwicklung sich vollzieht, werden die ihm angrenzenden Endospermzellen zum Theil verdrängt und resorbirt, die übrigen erfahren eine nur schwache Vermehrung, nehmen aber sehr bedeutend an Grösse zu. In der reifen Frucht kann das Endosperm entweder ganz fehlen, oder es bildet dann ein sehr weitlumiges Gewebe, umhüllt mit diesem die Plumula und umfasst mehr oder weniger die Kotyledonen (Fig. 32*a*, 39, Taf. X).

Schleiden giebt an, in den Endospermzellen von *Ceratophyllum*, zur Zeit da die Keimanlage als kleine Kugel erscheint, Protoplasmaströmung beobachtet zu haben. Er schilderte diese Erscheinung im Jahre 1837 dahin[2]), dass in jeder Zelle die Circulation einer gelblichen, schleimigen, mit einigen feinen granulis gemischten Flüssigkeit stattfinde. „Diese Bewegung", so fügt er

1) Beiträge zur Kenntniss der Ceratophylleen, Linnaea. Bd. XI, 1837. p. 524.
2) Linnaea 1837, Bd. II, p. 527, und Beiträge zur Botanik, B. I, 1844, p. 213.

hinzu, „unterscheidet sich wesentlieh von allen ähnlichen, stets parietalen Zellensaftcirculationen, indem der Strom von dem Grunde der Zelle aus in ihrer Achse einem Springbrunnen gleich aufsteigt und sich an der Decke der Zelle in unzählige, feine, kaum sichtbare Stämmchen vertheilt, die an allen Seiten der Wand wieder niederfallen, um sich unten wieder mit dem Hauptstrom zu vereinigen." — Die wiederholt gemachte Angabe, dass die Endospermzellen von *Ceratophyllum* membranlos seien, ist nicht richtig, doch kommt den Wänden dieser Zellen in der That nur eine sehr geringe Dicke zu. Auffallend ist der Mangel an Reservestoffen in diesen Zellen. Für Pflanzen, die in oder auf dem Wasser keimen, wird es eben weit vortheilhafter sein, alle Nahrungstoffe in dem Keime selbst aufzuspeichern. Denn das zwischen Keim und Endosperm in die geöffnete Frucht eindringende Wasser könnte leicht lösliche Stoffe dem Endosperm entziehen und so dem Keime Nachtheil bringen. So sind denn, falls nicht besondere Einrichtungen, wie etwa Schleimbildung, das Eindringen des Wassers zwischen Keim und Endosperm bei der Keimung verhindern, die Samen der Wassergewächse fast sämmtlich endospermlos, oder mit nur leeren Endospermresten versehen. Auffallend ist in den grossen, inhaltsarmen Endospermzellen annähernd reifer Samen von *Ceratophyllum* das riesenhafte Volumen der Kerne. In unserer Fig. 32*a*, Taf. X sind diese Kerne in richtigem Grössenverhältniss eingetragen. Fast erreicht mancher dieser Kerne die Grösse der gesammten Spitze des Vegetationskegels am Keim. Diese Kerne, von denen einer stärker vergrössert in Fig. 32*c*, Taf. X dargestellt ist, sind blasenförmig aufgetrieben, nur mit inhaltsarmem Gerüst, doch mit unverbrauchtem Kernkörperchen versehen. Aehnliche Veränderungen der Kerne in alternden Endospermzellen von *Ceratophyllum demersum* hat de Klercker beschrieben; er giebt ausserdem Sphaerokrystalle von Calciumoxalat in dem protoplasmatischen Wandbelege älterer Embryosäcke an[1]).

Mit beginnender Fruchtentwickelung stellen sich, wie auch schon de Klercker sah[2]) in der Epidermis der Fruchtknotenwandung perikline Theilungen ein; sie wird mehrschichtig (Fig. 33, Taf. X). Die aus ihr hervorgegangenen Zellen strecken sich weiterhin senkrecht zur Anlage (Fig. 34, Taf. X), und bilden ein dünn-

1) l. c., p. 13.
2) l. c., p. 14.

wandiges Palissadenparenchym, dessen Zellen zum Theil myriophyllinhaltig werden. An der reifen Frucht pflegen die myriophyllinhaltigen Zellen dieser Schicht der Zerstörung zu widerstehen und vorspringende Höcker zu bilden, während die andern Zellen eine schleimige Desorganisation erfahren und der Frucht eine schlüpferige Oberfläche verleihen. Die auf das Palissadenparenchym folgende kleinzellige Gewebeschicht ist zunächst sehr myriophyllinreich; sie, wie auch das innere, kleinzellige Gewebe der Fruchtknotenwandung, weist schliesslich ziemlich dicke, poröse Wände auf. Die braune Färbung der Frucht wird durch entsprechende Farbe, welche die myriophyllinhaltige Zellschicht weiterhin annimmt, bedingt. — Das Integument der Samenanlage erfährt während der Samenentwicklung eine bedeutende Streckung und wird schliesslich zerdrückt und resorbirt, bis auf Reste, die vorwiegend an dem Chalaza- und Mikropylende zu finden sind. Die dünne, kleinzellige, weiche Hülle des Samens geht fast ausschliesslich aus dem Nucellus hervor[1]). Während ihres Reifens erlangt die Frucht gestreckt linsenförmige Gestalt. Sie ist senkrecht zur Medianebene abgeflacht und an den Rändern ziemlich scharfkantig. Bei *Ceratophyllum submersum* fehlen die beiden grundständigen „Dornen", welche die Frucht von *Ceratophyllum demersum* charakterisiren. Der Griffel wird bis zu der Stelle desorganisirt, an der der Staubweg mündet; der zurückgebliebene Theil bildet den oberen „Dorn" an der Frucht. Die Frucht von *Ceratophyllum* ist eine Schliessfrucht, wie denn einsamige Schliessfrüchte bezw. einsamige Theilfrüchte allen jenen Wasserpflanzen eigen sind, deren Früchte unter Wasser reifen[2]). Aus dem Umstande, dass die grosse Mehrzahl der Wassergewächse ihre Früchte unter Wasser reift, erklärt sich aber des weiteren ihre Schliessfrucht-Natur, denn unter Wasser müssten schlechterdings die gewohnten Mechanismen, die das Oeffnen der meisten Früchte an der Luft zu besorgen pflegen, versagen.

Wie seit Schleiden[3]) bekannt ist, wird die Frucht von *Ceratophyllum* bei der Keimung von der Basis nach der Spitze zu gesprengt; ihre beiden Valven bleiben aber durch den zu einem Dorn umgewandelten Griffel oben verbunden. Die sich verlängernden und sich zugleich krümmenden Kotyledonen schieben nun das

1) Vergl. auch de Klercker l. c., p. 15.

2) H. Schenk, Die Biologie der Wassergewächse, p. 132 ff.

3) Nachträge zur Kenntniss der Ceratophylleen, Linnaea, 1838, Bd. XII, p. 344.

Hypokotyl und die Plumula hervor aus der Frucht und bringen beide in die richtige Stellung. Das untere Ende des Hypokotyls wurde bisher als Radicula bezeichnet, trotzdem es sich nie weiter zur Wurzel entwickelt. Thatsächlich fehlt ihm auch, wie wir zuvor sahen, jede Wurzelanlage und ist daher auch seine Bezeichnung als Radicula zu verwerfen. Auch sonstige Wurzeln werden bei *Ceratophyllum* nicht erzeugt, womit diese Pflanze uns eine der extremsten Anpassungen an das Wasserleben vorführt.

Die Aehnlichkeit zwischen dem Keim von *Ceratophyllum* und jenem von *Nelumbo*, die seiner Zeit schon von Brongniart hervorgehoben wurde[1]), ist bis kurz vor der Reife dieser Keime so gross, dass sie jedem Beobachter auffallen muss. Est in den letzten Entwicklungsphasen prägen sich die Unterschiede aus. Die vorhandenen Aehnlichkeiten dürften sich aus dem Vergleich meiner Figuren von *Ceratophyllum* mit jenen, die H. L. Lyon für *Nelumbo* kürzlich veröffentlicht hat[2]), noch mehr wie bisher ergeben. Freilich treten dann auch die Unterschiede weiterhin hervor und begründen für die Keimentwicklung von *Nelumbo* eine Eigenart, die Lyon so schwerwiegend erschien, dass sie ihn bestimmte, so wie es früher bereits geschehen ist[3]), *Nelumbo* den Monokotylen anzureihen. Dorthin müssten der Gattung *Nelumbo* dann auch die anderen mit den Nelumbonoideen als Nymphaeaceen vereinigten, oder wie sich Raciborski ausdrückt[4]), zu den Nymphaeaceen „zusammengeworfenen" Unterfamilien folgen. Für seine Auffassung glaubt Lyon auch eine Stütze in der Anatomie der Nymphaeaceen zu finden.

Die Embryonalanlage von *Nelumbo*[5]) ist ebenso wie jene von *Ceratophyllum* ohne Suspensor und erlangt zunächst eine annähernd

1) Mémoire sur la Génération et le Développement de l'embryon dans les végétaux phanerogames, Ann. d. sc. nat., Bd. XII, 1827, p. 253. Dort schöpfte auch Asa Gray die Vorstellung von der Verwandtschaft dieser Pflanzen und trat für sie in der Arbeit: On the Affinities of Ceratophyllaceae, Ann. of the Lyceum of nat. hist., T. IV, 1837, p. 41—50. ein.

2) Observations on the Embryogeny of *Nelumbo*, Minnesota Botan. Studies, Vol. II, Part. V, 1901, p. 643.

3) Zuerst war es wohl Mirbel, der sich dahin äusserte, dass es wohl richtiger sei, *Nymphaea*, *Nelumbo* und eine Anzahl anderer von ihm bezeichneter Pflanzen, die bis dahin unter den Monokotylen figurirten, bei den Dikotylen unterzubringen. Elements de Physiologie végétale et de Botanique, Bd. I, 1815, p. 59, 60, Anm.

4) l. c., Flora Bd. 78, 1894, p. 244.

5) Lyon, l. c., p. 647 und die Figuren der Tafeln XLVIII—L.

kugelige Gestalt. Sie weist dabei die nämlichen Bilder auf wie sie durch unsere Fig. 19 bis 25, Taf. IX und X für *Ceratophyllum* vorgeführt werden, mit dem Unterschiede nur, dass bei *Nelumbo* der zum Vegetationskegel der Plumula werdende Höcker nicht genau in der Verlängerung der Keimachse zu stehen kommt, sondern an ihr etwas seitlich verschoben erscheint. Hierdurch wird des weiteren bedingt, dass die beiden aus den oberen Kanten der Anlage sich vorwölbenden Kotyledonarhöcker nach der entgegengesetzten Seite gefördert erscheinen und dort zu einem fortlaufenden Wall sich vereinigen. So fasse ich den ganzen Unterschied des Verhaltens gegen *Ceratophyllum* auf, er bedeutet für mich nur eine secundär zu Stande gekommene Verschiebung, während Lyon aus diesem Verhalten den Schluss zieht, dass *Nelumbo* nur ein einziges Keimblatt besitze und die Plumula seitlich aus ihm hervorgehe. Die Veranlassung zu der einseitigen Verschiebung des Vegetationskegels bei *Nelumbo* scheint mir von der Orientirung der Keimanlage im Embryosack auszugehen. Zur Zeit, wo der Vegetationskegel als solcher an der Keimanlage kenntlich wird, ist diese nämlich der Embryosackwandung einseitig angeschmiegt und hat sich dieser Lage entsprechend abgeflacht. Da ist es wohl begreiflich, dass die Auswölbung des Vegetationskegels von der Embryosackwandung hinweg eine Verschiebung nach der freien Seite der Anlage erfährt. Unter solchen Bedingungen könnte eine ähnliche Erscheinung sehr wohl auch bei *Ceratophyllum* sich einstellen. Ja, sie ist dort auch gelegentlich, wenn auch in einer weniger ausgeprägten Form zu beobachten. Selbst der in unserer Fig. 30*a* u. *b*, Taf. X dargestellte Keim, der aus diesem Grunde von zwei Seiten zur Abbildung gelangte, zeigt, trotzdem an einer directen Fortsetzung der Keimachse in den Vegetationskegel der Plumula und der lateralen Anlage von zwei Kotyledonen an ihm nicht zu zweifeln ist, diese Kotyledonen in der einen Ansicht (*b*) annähernd verschmolzen, während sie in der anderen (*a*) frei sind. Bei *Nelumbo* ist die Verschiebung des Vegetationskegels aus der Keimachse und die einseitige Vereinigung der Kotyledonen eben nur wesentlich stärker; freilich auch nicht stark genug, um eine weitere freie Ausgestaltung der beiden Kotyledonen zu verhindern. Wie bei *Ceratophyllum* wachsen diese an den beiden Seiten der Keimanlage zu walzenförmigen Gebilden aus, die dann nur an ihrer Basis einseitig sich vereinigt zeigen. Ihr Rand läuft dort in einem schmalen, sie verbindenden Saum aus. Der Vegetationskegel der

Plumula rückt dabei alsbald in die ihm zukommende axile Stellung ein. Die einseitige Verwachsung der Kotyledonen hat nur die Folge, dass dieser Vegetationskegel seine Blattbildung mit nur einem Laubblatt beginnt und dieses an der Seite steht, an der die Kotyledonen frei sind. Ihm folgt ein zweites Blatt über der Verwachsungsstelle der Kotyledonen. Das erste Laubblatt erscheint auch im reifen Samen nicht unwesentlich gefördert. Die beiden Kotyledonen sind alsdann so stark angeschwollen, dass sie den Samen füllen. Sie erfahren somit bei *Nelumbo* eine weit kräftigere Ausbildung als bei *Ceratophyllum*. Auch im fertigen Zustande reicht ihre einseitige Vereinigung ein Stück weit hinauf. An ihrer Innenseite sind sie rinnenförmig vertieft und bilden so eine Höhlung in der die grüne sehr kräftig entwickelte Plumula eingeschlossen ist. — Dass nach alledem dem Keime von *Nelumbo* zwei Keimblätter zukommen und nicht, wie Lyon will, ein einziger zweilappiger Kotyledo, liegt auf der Hand.

Meine Untersuchungen stützen somit die Ansicht, dass den Ceratophyllaceen, soweit als solche extreme Wasserpflanzen im System sicher unterzubringen sind, die Stelle neben den Nymphaeaceen und mit diesen zusammen bei den Dikotylen zukommt. Ich billige durchaus die Stellung, die ihnen Engler in seinen natürlichen Pflanzenfamilien unter dem Ranales angewiesen hat.

Dass die Plumula im reifen Samen von *Nelumbo* eine axile Orientirung zeigt, folgt schon aus dem zuvor Gesagten. Auch konnte ich auf Schnittserien durch reife Samen von *Nelumbo nucifera* constatiren, dass die beiden Kotyledonen, jeder für sich, mit Gefässbündeln aus der Keimachse versorgt werden, so wie dies auch für die beiden folgenden Laublätter der Plumula der Fall ist, von denen das grössere etwas tiefer als das kleinere der Achse entspringt. — Im Gegensatz zu *Ceratophyllum* wird der Keim von *Nelumbo* mit einer Radicula versehen, deren Anlage in die Verlängerung des Hypokotyls fällt, die aber bei der Keimung nicht zur Weiterentwicklung gelangt. Der Keimling entbehrt demgemäss einer Hauptwurzel[1]). Seine ersten thätigen Wurzeln entspringen adventiv aus dem Stämmchen oberhalb der Kotyledonen. Uebereinstimmend mit *Ceratophyllum* und sonst auch den unter Wasser keimenden Pflanzen, ist auch hier der ganze Reservestoff in dem Keim, und

1) Caspary, in Engler und Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien, III. Theil, 2. Abth., p. 1; Lyon, l. c., p. 648.

zwar vornehmlich in den beiden fleischigen Kotyledonen aufgespeichert. Ein zum dünnen weissen Häutchen zusammengeschrumpftes Endosperm[1]) umhüllt die Plumula innerhalb der von der Kotyledonen umschlossenen Höhlung. Lyon hebt es als ein bei dikotylen Samen nicht vorkommendes Verhalten hervor, dass „die Lappen des Kotyledons keinen gesonderten Bau besässen, dass vielmehr ein gemeinsames Gewebe an der Basis des Keimes vorhanden sei, auf dem die Plumula steht“[2]). Dasselbe Verhalten kehrt aber, wie wir schon sahen, bei *Ceratophyllum* wieder und wird jedenfalls nur dadurch veranlasst, dass dem Hypokotyl keine gesonderte Aufgabe zufällt und an ihm keine Keimwurzeln zur Ausbildung gelangen. Demgemäss unterbleibt dort jede Gewebesonderung, wie denn auch die Anlage der Gefässbündel dicht unter der Stelle aufhört, von der aus die Kotyledonen versorgt werden. Der aus nicht gesondertem Gewebe bestehende, basale Theil des Keimes von *Nelumbo* ist überhaupt kaum kräftiger entwickelt als jener von *Ceratophyllum*. — Während die Uebereinstimmung in der Entwicklung der Keime und auch ihrem Aufbau im fertigen Zustande zwischen *Nelumbo* und *Ceratophyllum* so gross ist und zur Annahme verwandtschaftlicher Beziehungen drängt, leuchten mir in keiner Weise die Uebereinstimmungen ein, die Lyon, auf Hegelmaier'sche Versuchen[3]) sich stützend, zwischen dem Keim von *Nelumbo* und jenem von *Pistia*, bezw. auch den Keimen der Gräser zu finden meint. Ich kann diese Aehnlichkeit nicht anerkennen und somit Lyon nicht beistimmen, wenn er die Nymphaeaceen von den Dikotylen schliesslich trennen und den Potamogetonaceen, Alismaceen und Butomaceen, in der Reihe der Helobieen, bei den Monokotylen, coordiniren will.

H. L. Lyon spricht des weiteren die Aussicht aus[4]), der anatomische Bau von *Nelumbo* scheine sich mehr nach dem Typus der Monokotylen zu richten und in Wirklichkeit thäten das auch alle Nymphaeaceen. Denn ihre Gefässbündel seien geschlossen und unregelmässig durch den Stamm vertheilt. Jedenfalls waren es

---

1) Alb. Wiegand, *Nelumbium speciosum* W. Eine monographische Studie, vollendet und herausgegeben von E. Dennert, Bibl. Botan., Heft 11, 1888, auch Lyon, l. c., p. 649.

2) l. c., p. 649.

3) Zur Entwickelungsgeschichte monokotyledoner Keime nebst Bemerkungen über die Bildung der Samendeckel, Botan. Ztg. 1874, Sp. 681 und Taf. XI, Fig. 42—60.

4) l. c., p. 643.

solche Erwägungen, die Lyon geneigt machten, nach Anknüpfungspunkten für eine monokotyle Deutung auch des Keimes von *Nelumbo* zu suchen. In den „Betrachtungen" welche Russow 1875 „über das Leitbündel- und Grundgewebe aus vergleichend morphologischem und phylogenetischem Gesichtspunkt" anstellte, heisst es in der That: „Geschlossene Leitbündel ohne Cambiumstreifen scheinen bei Dikotylen, mit Ausnahme der Nymphaeaceen, nicht vorzukommen, wenigstens im Stamm nicht" [1]). Das bestimmte Russow trotzdem nicht, den Gedanken etwa auszusprechen, dass die Nymphaeaceen aus dem Dikotylen auszuschalten seien. Mir drängte sich diese Vorstellung bei der Untersuchung des Nymphaeaceenbündels auch nicht auf [2]). Denn da galt es von vorn herein nicht zu vergessen, dass man es mit Wassergewächsen zu thun habe und dass bei solchen Pflanzen starke Abweichungen vom gewohnten Verhalten zu gewärtigen sind. Aus der Durchsicht der H. Schenk'schen Publication über die „Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse" [3]) ergiebt sich, dass auch bei anderen wasserbewohnenden Dikotylen „ein Cambium im fertigen Stengel nicht zu erkennen ist." So verhalten sich *Elatine Alsinastrum*, *Utricularia vulgaris*, *Callitriche*-Arten, um nur diese zu nennen. Auch bei den *Ranunculus*-Arten der Gruppe *Batrachium*, die getrennte Gefässbündel behielten, stellt das Cambium, das in einzelnen der Bündel sich noch erkennen lässt, sehr bald seine Thätigkeit ein [4]). Im allgemeinen verschmelzen die Gefässbündel der submersen Gewächse bei den Dikotylen wie auch bei den Monokotylen zu axilen Strängen. Es lassen sich, wie H. Schenk hervorhebt [5]), sowohl bei den submersen Dikotylen, wie Monokotylen Reihen zusammenstellen, „welche mit höher differenzirten Formen beginnen und mit einseitig angepassten und einfach gebauten abschliessen, derart, dass die Endglieder beider Reihen eine fast genau übereinstimmende Structur des axilen Stranges zur Schau tragen". Wenn aber in diesen Reihen schliesslich monokotyle und dikotyle Pflanzen nach ihrer anatomischen Structur sich nicht mehr unterscheiden lassen, so ist es klar, dass überhaupt der anatomische Bau der Wassergewächse nicht für die Bestimmung ihrer Stelle im System in die Wagschale

1) l. c., p. 33.
2) Botan. Practicum, I Aufl. 1884, p. 171.
3) Bibliotheca Botanica, Heft I, 1886.
4) l. c., p. 33, 34, 35.
5) l. c., p. 31.

fallen darf. Es liegt vielmehr in dieser weitgehenden Uebereinstimmung des anatomischen Baues der Wassergewächse ein, meiner Ansicht nach, belehrendes Beispiel für den bestimmenden Einfluss unmittelbar bewirkender Ursachen und für das Erblichwerden der Folgen eines solchen gleichmässig anhaltenden Einflusses vor. Es gelten für den in Betracht kommenden Aufbau des Gefässbündelsystems der Wassergewächse dieselben Gesichtspunkte, die ich zuvor bei der Schilderung der Antherenwandung von *Ceratophyllum* entwickelt habe. Ein Theil der Eigenthümlichkeiten im anatomischen Bau der Wassergewächse lässt sich ohne weiteres begreifen, wenn wir die Bedingungen, unter denen sie leben, berücksichtigen: So einerseits die starke Reduction der Wasserbahnen, da doch der Bedarf an Nährsalzen durch directe Aufnahme aus dem umgebenden Medium vermittelst der ganzen Oberfläche gedeckt wird, andererseits das Zusammenrücken und Verschmelzen der Gefässbündel zu einem axilen Strang, so wie es die mechanischen Ansprüche an Zugfestigkeit, mit Beibehaltung möglichster Biegungsfähigkeit, verlangen. Es leuchtet wohl ein, dass schwerlich, wo die Ausgangspunkte so verschieden waren, derartige Uebereinstimmungen des Baues, wie sie thatsächlich vorliegen, zu Stande hätten kommen können, wenn nur unbestimmte Variationen und die natürliche Auslese unter diesen für die Entwickelungsrichtung maassgebend gewesen wären. Von den beiden bewirkenden Ursachen, die wir in Erwägung zogen, liesse sich aber die erstere, welche die Ausbildung der Wasserbahnen unterdrückte, als die hemmende bezeichnen, weil sie die Auslösung bestimmter Vorgänge, die zu diesem Ziele führten, nicht zuliess, während der letzteren, mechanischen, eine active Rolle zugefallen wäre, da sie als Reiz wirkte, der den Organismus zu bestimmten Thätigkeiten anregte. Ebenso wie die Ausbildung der Wasserbahnen unterbleibt an den submersen Theilen der Wassergewächse meist auch die Förderung des mechanischen Systems, sowie die Anlage der Wurzeln und Spaltöffnungen, auch wohl deshalb nur, weil die nöthigen Entwickelungsvorgänge nicht zur Auslösung gelangen, oder, wie es sich teleologisch ausdrücken liesse, weil diese Anlagen überflüssig wurden. Andererseits ist die Ausbildung weiter Intercellularen in Wasserpflanzen, sowie die Zerschlitzung submerser Blattspreiten wiederum einer activen Bewirkung des Mediums zuzuschreiben.

In der Ausbildung eines axilen Leitbündelcylinders, oder

wie ich zu schreiben vorgezogen habe, Gefässbündelcylinders, da es sich, dem Ursprung nach, doch um einen solchen handelt, stimmt *Ceratophyllum* mit den andern submersen Wasserpflanzen überein. Demgemäss sind seine Wasserbahnen im Stamm und in den Blättern äusserst reducirt, so wie ihm nicht minder auch die Spaltöffnungen abgehen. Doch diese Verhältnisse sind bereits so eingehend untersucht worden, dass es hier keinen Zweck hätte, ihre Schilderung nochmals zu wiederholen. Ich verweise daher auf die älteren Arbeiten, im besonderen auf H. Schenk's „Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. Ebensowenig wäre es angebracht, hier die alten Controversen über das Scheitelwachsthum von *Ceratophyllum* wieder aufzunehmen [1]). Die Scheitelzellfrage hat die einst ihr beigelegte, principielle Bedeutung ausserdem schon lange eingebüsst. Ich beschränke mich daher auf die Angabe, dass ich an zarten, medianen Mikrotomschnitten durch den Vegetationskegel der Sprosse stets das Dermatogen scharf abgegrenzt sah, nicht selten hingegen, ähnlich wie de Klercker [2]), eine scharfe Sonderung von Periblem und Plerom vermisste. Letzteres war im besonderen bei intensivem Wachsthum der Sprosse der Fall. Auffällig trat mir eine scharfe Sonderung zwischen Dermatogen, Periblem und Plerom an den Vegetationspunkten der Sprosse von *Ceratophyllum demersum* im Winter entgegen. Man konnte sie schon bei schwacher Vergrösserung mit schematischer Klarheit demonstriren. Das hing damit zusammen, dass zwischen Dermatogen und Periblem, sowie letzterem und dem Plerom schmale, mit Luft erfüllte, und daher schwarz sich zeichnende Intercellularen ausgebildet waren. Sie folgten vornehmlich den Längswänden der Zellen, gingen nur auf einen Theil ihrer Querwände über und setzten sich so über den Scheitel fort. Es ist mir nicht erinnerlich, dass eine ähnliche Erscheinung schon geschildert worden wäre.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen der phanerogamen Wassergewächse lassen kaum einen Zweifel darüber zu, dass sie aus Landpflanzen hervorgegangen sind. So spricht sich auch ganz entschieden Goebel in seinen Pflanzenbiologischen Schilderungen aus [3]). Er meint, dass wir eine Abstammung von Landformen

1) Vergl. hierzu G. Haberlandt, Mittheil. d. naturwiss. Ver. f. Steyermark, Jahrg. 1880. — P. Korschelt, Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1883, p. 476. — de Klercker, l. c., p. 5.

2) l. c., p. 7.

3) Zweiter Theil, 1891, p. 225.

selbst bei solchen Familien annehmen dürfen, welche wie die Najadeen, Ceratophylleen, Podostemeen u. a. ausschliesslich aus Wasserpflanzen bestehen. Fast noch bestimmter lautet die Erklärung A. F. W. Schimper's in seiner „Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage“[1]): „Die Phanerogamen und Pteridophyten, vielleicht auch die Moose der Gewässer, sind aus solchen plastischen Landpflanzen entstanden, welche die Fähigkeit besassen, sich auch als Wasserpflanzen zu behaupten.“ — Hoch belehrend sind in dieser Beziehung jene Wassergewächse, welche sich auch zum Leben auf dem Lande noch befähigt zeigen, und bei welchen alsdann die den Landpflanzen zukommenden Merkmale sich mehr oder weniger vollständig wieder einstellen[2]). Es ist dann anzunehmen, dass der Einfluss des Wassers entweder noch nicht so lange dauert, als nöthig ist, damit die Fähigkeit zur Auslösung der Merkmale, die im Wasser nicht ausgelöst wurden, ganz erloschen sei, oder dass die betreffende Pflanzenart mit besonderer Zähigkeit diese Fähigkeiten festhalte, oder endlich dass von Anfang an die Umstände es mit sich brachten, dass die betreffende Art im Wasser und auf dem Lande fortlebte, und ihre Entwickelung je nach der Umgebung vollzog.

Von besonderer Tragweite ist es auch, dass Landpflanzen, soweit sie überhaupt, bei entsprechend eingerichteten Versuchen, im Stande sind, eine Zeit lang ihre Entwickelung unter Wasser fortzusetzen, dort solche Abänderungen erfahren, wie sie für das Wesen der typischen Wassergewächse als bezeichnend gelten. Also liegt der Schluss wohl nahe, dass die nur noch zum Wasserleben befähigten Gewächse ihre so zahlreichen gemeinsamen Charaktere einer erblichen Fixirung der durch directe Bewirkung des Mediums veranlassten Abänderungen verdanken. Zu ähnlichen Anschauungen kommt man jetzt nothgedrungen auch bei der experimentellen Behandlung der Frage nach dem Ursprung der gemeinsamen Charaktere der Hochgebirgspflanzen[4]). Denn auch die ins Hochgebirge

1) 1898, p. 27.

2) Vergl. hierzu besonders: Askenasy, Ueber den Einfluss des Wachsthumsmediums auf die Gestalt der Pflanzen. Botan. Ztg. 1870, Sp. 93 ff. — H. Schenk, Die Biologie der Wassergewächse, und Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen. Zweiter Theil, VI. Wasserpflanzen.

3) Vergl. im besonderen: Costantin, Etudes sur les feuilles des Plantes aquatiques. Ann. d. sc. nat. Botan. 7me sér., T. III, 1886, p. 94 ff.

4) Hierzu im besonderen die zahlreichen Veröffentlichungen von Bonnier und auch von R. v. Wettstein, sowie Schimper's Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage, p. 739 ff.

versetzten Pflanzen der Ebene, soweit sie das Höhenklima vertragen, zeigen Abänderungen, durch welche sie mehr oder weniger ähnlich den typischen Höhenbewohnern werden. Es ist klar, dass diese gemeinsamen Merkmale der Wasser- oder Hochgebirgspflanzen in das Gebiet der „Anpassungen“ fallen und demgemäss als Anpassungsmerkmale gelten müssen. Ueber ihnen stehen jene specifischen Charaktere, welche der betreffenden Pflanze ihren Platz im natürlichen Pflanzensystem anweisen. Durch starke „Anpassung“ werden diese specifischen Charaktere mehr oder weniger verdeckt, durch Hemmung in der Entwickelung auch unterdrückt, und das erschwert so oft die sichere Einreihung einer extremen Wasserpflanze ins System.

Es ist anzunehmen, dass die spontane Weiterentwickelung der Art, die aus inneren Ursachen, ohne Einfluss des Mediums, sich vollzieht, im Wasser ebenso wie auf dem Lande fortschreitet. Die durch Mutation neu entstehenden Formen werden nur fortbestehen können, wenn sie sich zum Wasserleben befähigt zeigen. Dass reiche Artenbildung auch im Wasser möglich ist, lehren uns die Meeresalgen[1]); von phanerogamen Gewächsen fallen da besonders die Podostemaceen aus, auf deren in dieser Beziehung sehr lehrreiches Verhalten Goebel in seinen interessanten „Pflanzenbiologischen Schilderungen“ der Wasserpflanzen hingewiesen hat[2]). Trotz annähernd gleicher Lebensverhältnisse weisen jene Pflanzen eine grosse Mannigfaltigkeit der Formgestaltung auf. Goebel meint, die natürlichen Standorte der Podostemaceen, das rasch fliessende Wasser, wie es an Wasserfällen, Stromschnellen und Katarakten sich findet, schliessen nicht nur die meisten anderen Wasserpflanzen, sondern auch viele, aber nicht alle thierischen Feinde aus, sodass „der Kampf ums Dasein unter den Formen weniger ausjätend wirken musste, als sonst“.

Es ist das grosse Verdienst von Hugo de Vries[3]), durch ausgedehnte Kulturversuche schwerwiegendes Beweismaterial dafür zu-

---

1) Vergl. hierzu im besonderen: J. Reinke, Ueber *Caulerpa*. Ein Beitrag zur Biologie der Meeres-Organismen. Wissenschaftl. Meeresunters., herausgegeben von der Kommission zur Untersuchung der deutschen Meere. Abtheilung Kiel. Neue Folge, Bd. 5, Heft 1, 1899.

2) l. c., p. 331, 335, 350.

3) Die Mutationstheorie, Versuche und Beobachtungen über die Entstehung der Arten im Pflanzenreiche 1901. Vergl. auch Solms-Laubach, Cruciferenstudien, Botan. Zeitung 1900, Erste Abtheilung, p. 167 ff.

sammengebracht zu haben, dass die Speciesbildung nicht in der fluctuirenden Variation, sondern in der „Mutation" ihren Ausgangspunkt findet. Der Theorie der „directen Bewirkung" die sich in ihren Anfängen bis auf Erasmus Darwin und Lamarck zurückführen lässt, gab andererseits Naegeli [1]) ihre allgemeine Begründung. Die auf botanischem Gebiet sich aufdrängenden Thatsachen führten auch andere Botaniker dazu, sich in ähnlichem Sinne zu erklären, so vor allem Julius Sachs [2]), der seine Auffassung auf mechanische Grundlage zu stützen suchte, Warming [3]) und von Wettstein [4]), die von pflanzengeographischen Thatsachen vornehmlich ausgingen, Goebel [5]), der die ökologischen Verhältnisse besonders berücksichtigte, Vöchting [6]), dem seine Studien über vicarirende Organe am Pflanzenkörper ähnliche Gesichtspunkte aufdrängten. — Mutation und directe Bewirkung spielen, wie sich jetzt schon mit einiger Klarheit überblicken lässt, die wichtigste Rolle bei der Ausgestaltung der organischen Welt. Für die Stellung im natürlichen System der Organismen ist die auf dem Wege der Mutation erreichte Entwicklungshöhe maassgebend; die Anpassung an die Aussenwelt beruht ganz vorwiegend, wo nicht ausschliesslich, auf dem Einfluss der directen Bewirkung. Die aus der Mutation hervorgegangenen Neubildungen haben nur innere, durch den Entwickelungsgang der organischen Welt bestimmte, von den Einflüssen der Aussenwelt unabhängige Ursachen. Ihr Auftreten ist durch die der lebendigen Substanz innewohnende Eigenschaft bedingt, in rhythmischen Entwicklungsschritten sich fortzubilden. Dieser Mutation haben zunächst die „Architypen" [7]) und weiter, innerhalb dieser die Gattungen und Arten ihre Entstehung zu verdanken. Da, wie de Vries nachgewiesen hat, die durch Mutation entstandenen Neubildungen durch einen hohen Grad von Erblichkeit ausgezeichnet sind, und in den Mutationsperioden der Organismen gleichzeitig in grosser Zahl auf-

---

1) Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre 1884, p. 139 ff.

2) Physiologische Notizen VIII. Flora Bd. 78, 1894, p. 220.

3) Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie, Deutsche Ausgabe 1896, p. 378.

4) Monographie der Gattung *Euphrasia*, 1895, und Handbuch der systematischen Botanik, Bd. I, 1901, p. 40.

5) Ueber Studium und Auffassung der Anpassungserscheinungen der Pflanzen, 1898, p. 14 ff.

6) Zur Physiologie der Knollengewächse. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIV, 1899, p. 87.

7) Im Sinne der Sachs'schen Begründung, in Physiologische Notizen X, Flora, Bd. 82. 1896, p. 181.

treten, so ist die Möglichkeit ihres Fortlebens dadurch gegeben. Denn es ist unter solchen Umständen Aussicht vorhanden, dass in gleicher Richtung abgeänderte Individuen im Befruchtungsact zur Vereinigung gelangen und so der ausgleichenden Wirkung entzogen werden, welche die Befruchtung auf die durch fluctuirende Variation verschieden abgeänderten Individuen ausübt. Da die Mutation ganz unabhängig von physiologischen Nutzeffecten sich vollzieht, so ist eine Erkenntniss ihres Wirkens, also des wichtigsten Factors der organischen Gestaltung, desjenigen Factors, auf dem das natürliche System der Organismen beruht, nur auf rein morphologischer Grundlage zu gewinnen. Die durch Mutation neu entstandenen „elementaren“ Arten sind, so weit sie sich als existenzfähig erweisen, erst secundär dem Einflusse der directen Bewirkung ausgesetzt, welche ihre Anpassung besorgt. Auch die secundären Veränderungen lassen vom wissenschaftlichen Standpunkte aus sowohl eine morphologische als auch eine physiologische Behandlung zu: Eine morphologische, soweit nur die Veränderungen der inneren und äusseren Gestaltung berücksichtigt werden und man den Weg, den sie zurücklegten, verfolgt; eine physiologische, soweit die Forschung sich den Ursachen zuwendet, welche die Veränderung bewirkten, und dem ökologischen Nutzeffect nachgeht, der damit verbunden war. Da die Erblichkeit der durch directe Bewirkung veranlassten Abänderungen, trotz der kurzen Zeit, über welche planmässig angestellte Versuche sich erstrecken, wiederholt schon erwiesen werden konnte[1]), ausserdem recente Erfahrungen, namentlich jene, die aus den Kulturen im Hochgebirge sich ergaben, lehren, dass die unter den Einfluss der directen Bewirkung fallenden Individuen gleichsinnig sich verändern, so leuchtet ein, dass die Folgen der directen Bewirkung in noch geringerem Maasse als die Mutationen der Gefahr unterliegen, durch Befruchtung ausgeglichen zu werden und daher rascher noch zu dauernden Aenderungen führen müssen.

Nach alledem gelange ich zu dem Ergebniss, dass mir der Augenblick noch nicht gekommen scheint, die rein morphologische,

1) Hier sei unter anderen nur auf die Arbeiten von Bonnier, von A. Cieslar, Neues aus dem Gebiete der forstlichen Zuchtwahl, Centralbl. für das gesammte Forstwesen, Jahrgang 1899, und auf Wilh. Brenner, Klima und Blatt bei der Gattung *Quercus*, Flora, Bd. 90, 1902, p. 114, im übrigen auf v. Wettstein, Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse betreffend die Neubildung von Formen im Pflanzenreiche, Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1900, p. 199 hingewiesen.

auf phylogenetische Gesichtspunkte sich stützende Betrachtungsweise der Organismen aufzugeben, dass sie vielmehr es ist, die uns den Einblick in jene grossen Entwicklungsvorgänge zu eröffnen hat, die sich durch Mutation vollzogen, und denen die organische Welt ihren jetzigen Formenreichthum im wesentlichen verdankt. Bei der Aufstellung eines natürlichen Systems der Organismen wird uns die phylogenetische Morphologie stets leiten, der physiologischen Forschung hingegen die Aufgabe zufallen, die Ursachen der directen Bewirkung aufzuklären, bestimmte Formgestaltungen und Structuren in Beziehung zu der Function zu bringen.

Das ist aber auch der Standpunkt, den ich im morphologischen Theile des Lehrbuchs der Botanik vertreten habe und den ich auch heute noch festhalten möchte.

In dem Maasse als die auf Mutation und directe Bewirkung bezüglichen Thatsachen an Bedeutung für uns gewannen, musste das Gebiet, das der natürlichen Zuchtwahl im Entwicklungsgang der Organismen zugewiesen wurde, eine Einschränkung erfahren. Man hatte zunächst die Schwierigkeiten unterschätzt, welche im natürlichen Verlauf der Entwicklung der Züchtung solcher Organe sich entgegenstellen, die im werdenden Zustand keinen Vortheil gewähren können. Das ist bei den Anpassungsmerkmalen aber fast durchweg der Fall. Auch berücksichtigte man nicht hinlänglich die Wirkungen der Befruchtung, durch welche in der freien Natur die individuellen Abweichungen, die den Ausgangspunkt der natürlichen Züchtung bilden sollten, ausgeglichen werden. Die Wahl gleichsinnig abgeänderter Individuen für die Nachzucht, ihre Isolirung, um unerwünschte Befruchtung auszuschliessen, sind planmässige Eingriffe des Züchters die auf natürliche Verhältnisse nicht passen. Ueber die sich hieraus ergebenden Schwierigkeiten halfen auch Hilfshypothesen nicht hinweg. In Wirklichkeit scheint der natürlichen Zuchtwahl im Entwicklungsgang der Organismen vornehmlich nur die Aufgabe zuzufallen, aus dem, was Mutation und directe Bewirkung schaffen, das Minderwerthige zu beseitigen. Immerhin dürfte es ein Gebiet noch geben, auf dem der natürlichen Zuchtwahl eine in gewisser Weise ähnliche Wirksamkeit zufällt, wie sie von der künstlichen Zuchtwahl ausgeübt wird. Es ist das jenes Gebiet der Wechselbeziehungen unter den Organismen, auf dem sich eine gegenseitige Anpassung vollzog. Da fehlen unter Umständen eben auch nicht die Züchter, so etwa Insecten, welche innerhalb einer gegebenen Pflanzenart bestimmte, ihnen besonders

zusagende Blüthen bevorzugen und so unbewusst deren gegenseitige Bestäubung fördern. Es dürften nach alledem die Charles Darwin'schen Ideen von den Ursachen der organischen Entwicklung eine wesentliche Einschränkung erfahren. Die Verdienste Charles Darwin's um die Förderung unserer naturwissenschaftlichen Erkenntniss werden aber dadurch nicht geschmälert. Seine Werke bedeuten einen Wendepunkt in der Entwicklung der biologischen Wissenschaften; sie wirkten befreiend und gaben Anregung zu erfolgreicher Arbeit auf allen unseren Gebieten. Wenn somit auf irgend einen, so passt auf Charles Darwin der Schiller'sche Ausspruch: Wer den Besten seiner Zeit genug gethan, der hat gelebt für alle Zeiten.

Ich habe bisher die Ansicht vertreten, dass vom morphologischen Standpunkte aus nur Gebilde gleichen Ursprungs als homolog zu bezeichnen seien, dass daher, streng genommen, wirkliche Homologien auf denselben Architypus beschränkt seien. Von einem anderen Gesichtspunkt lässt sich Oscar Hertwig leiten, bei der Begründung seiner Theorie der Biogenesis[1]) und in der Einleitung zum Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere[2]). An letzter Stelle hebt er ausdrücklich hervor, dass es durchaus nicht zu billigen sei, „wenn man den Begriff der Homologie mit dem Begriff wirklicher Blutsverwandtschaft verquicke und aus ihm zu erklären suche.“ Denn dadurch macht man für das ganze Lehrgebäude der vergleichenden Morphologie die Hypothese zur Grundlage; vielmehr hat die vergleichende Anatomie und vergleichende Entwicklungsgeschichte die Organismen nur nach dem Maassstabe ihrer grösseren und geringeren Aehnlichkeit, wobei allerdings alle Organisationsverhältnisse zu berücksichtigen sind, die Organe nach ihren Lebensbeziehungen, ihrem Bau und der Art ihrer Entwicklung zu vergleichen und hieraus allgemeine Regeln zu ziehen, zu welchen sich dann in zweiter Reihe noch die Frage nach Abstammung und Blutsverwandschaft als etwas Hypothetisches hinzugesellen kann.“ Was sich einer Bannung der Homologie in den Kreis der Blutsverwandtschaft entgegenhalten lässt, sind in der That die weitgehenden Uebereinstimmungen, welche auch verschiedene Architypen in ihrem Entwicklungsgang aufweisen. Da muss man wohl mit Oscar Hertwig

1) Die Zelle und die Gewebe, II. Buch, 1898, p. 274.

2) Einleitung und allgemeine Literaturübersicht. Sonder-Abdr. p. 57.

annehmen, dass dabei allgemeine Gesetze, welche den Entwicklungsprocess der organischen Materie beherrschen, zum Ausdruck kommen. Doch lässt sich vielleicht auch diesen Uebereinstimmungen durch Erweiterung des Begriffes der Homologie gerecht werden und zwar ohne dessen engere Fassung innerhalb der einzelnen Architypen preiszugeben. Wenn ich im Pflanzenreich, innerhalb des Architypus der Archegoniaten, die Cladodien, gewisse Ranken und Dornen für homologe Gebilde erkläre, so nehme ich für sie in der That gleichen Ursprung an. Das liesse sich als architypische Homologie bezeichnen. Eine phytotypische Homologie, die nicht auf Blutverwandtschaft beruht, sondern auf gemeinsamen Gesetzen, welche die Entwicklungsvorgänge im Pflanzenreich beherrschen, würde es sein, wenn in dem Bau vielzelliger Vegetationspunkte aller pflanzlichen Architypen weitgehende Uebereinstimmungen sich zeigen. Dieser phytotypischen Homologie würde jene zootypische entsprechen, welche das Auftreten der Gastrulaform in verschiedenen Architypen der Thiere veranlasst. Eine pantypische Homologie, in der sich ein allgemeines Gesetz zu erkennen giebt, das den Entwicklungsprocess im ganzen organischen Reiche beherrscht, würde sich unter anderem in den Uebereinstimmungen offenbaren, welche die Kerntheilungsvorgänge bei den Metazoen und den Metaphyten aufweisen. Diesen erweiterten Begriff der Homologie hätte man übrigens auch schon innerhalb der Grenzen eines und desselben Architypus auf solche einander entsprechende Gestaltungen anzuwenden, die im Laufe der phylogenetischen Entwicklung, unabhängig von einander, sich einstellten, so wie dies beispielsweise zu wiederholten Malen bei der Entstehung heterosporer Pteridophyten aus homosporen geschah. Für die auf innere Ursachen zurückführbaren Uebereinstimmungen, die nicht auf Verwandtschaft beruhen, hatte Julius Sachs die Bezeichung morphologische oder phylogenetische Parallelen gewählt[1]).

Während wir auf jene Art der Homologie, deren Ursache in den inneren, von den äusseren Einflüssen unabhängigen Gesetzen der Entwicklung liegt, aus vorhandenen Uebereinstimmungen schliessen, stellen wir andererseits fest, dass die im engeren Sinne homologen Gebilde vielfach nur sehr wenig einander gleichen. So unterscheiden sich Cladodien, Sprossranken, Sprossdornen sehr bedeutend in Bau, Gestalt und Function, ungeachtet wir sie für

1) l. c., Flora, Bd. 82, 1896, p. 209.

homolog halten müssen. Andererseits steht manches Cladodium in Bau und Gestalt einem Laubblatt sehr nah, verübt auch die nämliche Function, ist ihm aber dennoch nicht homolog. Daraus geht des weiteren hervor, dass gegebene Uebereinstimmungen in Bau und Function an sich noch nicht zur Aufstellung von Homologien berechtigen. Vielmehr ist zu beachten, dass auch die durch directe Bewirkung veranlassten Anpassungen zu weit gehenden Uebereinstimmungen führen können. Auf solche Uebereinstimmungen der Anpassungsmerkmale ist mit Recht die Bezeichnung „Analogie" angewandt worden. Solche Analogien finden sich naturgemäss ganz besonders zahlreich in demselben Architypus vor, können aber auch verschiedenen Architypen angehören, und geben das ab, was Julius Sachs als habituellen Parallelismus bezeichnete [1]). Eine jener weitgehenden Analogien, die sich über alle im Lichte assimilirenden Pflanzen, selbst die in ihrem Innern mit assimilirenden Algen versehenen Flechten erstreckt, ist die laubartige Ausbreitung des ganzen Körpers oder seiner Theile. Diese Analogie könnte im Gegensatz zu der an einen bestimmten Architypus gebundenen, als phytotypische Analogie bezeichnet werden. Ihre Ursache beruht, allem Anscheine nach, auf einer directen Bewirkung des Lichtes bezw. einer directen Anpassung der assimilirenden Organe an die Bedürfnisse der Assimilation. Dass der habituelle Parallelismus vielfach mit Homologie verwechselt werden musste, ist leicht begreiflich, und Julius Sachs hebt mit Recht hervor, wie überaus wichtig es sei, überall den Unterschied von physiologischem Habitus und phylogenetisch morphologischer Verwandtschaft zu betonen [2]).

In *Ceratophyllum*, das wir untersuchten und das Veranlassung zu dieser Erörterung gab, liegt ein extremer Fall von Ausprägung des physiologischen Habitus vor und wir hatten Gelegenheit hervorzuheben, wie allgemein dieser Habitus den Wasserpflanzen zukommt.

Von den hier entwickelten Gesichtspunkten aus ergiebt sich bereits die Auffassung, die wir uns von dem Verhältniss der ontogenetischen Entwicklung zu der phylogenetischen bilden müssen. Es ist nicht zu bezweifeln, dass in der ontogenetischen Entwicklung die Aufeinanderfolge der Zustände, so wie es Oscar Hertwig

---

1) l. c., Flora, Bd. 82, 1896, p. 207.

2) l. c., Flora, Bd. 82, 1896, p. 208.

will[1]), zu einem grossen Theile „durch die allgemeinen Gesetze der Entwicklung der Lebenssubstanz“ bedingt wird. Innerhalb dieser Grenzen wird die Phylogenie durch die Ontogenie sofern nur wiederholt, als auch die Gesammtentwicklung der Organismen demselben Gesetze unterlag. Andererseits stellen sich aber in der Ontogenie der einzelnen Art auch Vorgänge ein, welche nicht anders als aus der besonderen Entwicklungsrichtung sich erklären lassen, welche der betreffende Architypus nahm, dem Weg, den seine Gestaltung einschlug, während noch andere Wege möglich waren. Als einen bezeichnenden Fall von Wiederholung in der Ontogenie des besonderen Entwicklungsgangs der Vorfahren möchte ich nur an die Entwicklungsvorgänge in den Makrosporangien der Hydropterideen erinnern, in welchen, gemäss dem mit den Mikrosporangien gemeinsamen Ursprung, zunächst wie in letzteren, zahlreiche Sporenmutterzellen angelegt werden, dann auch eine Makrosporenmutterzelle in vier Enkelzellen sich theilt, ungeachtet nur eine Makrospore zur Weiterentwicklung gelangen soll. Dass sich eine Nothwendigkeit für diesen Vorgang nicht aus den allgemeinen Gesetzen der Entwicklung ergiebt, geht deutlich aus dem Umstande hervor, dass dieser Vorgang allmählich schwindet und schliesslich, so bei manchen Liliaceen unter den Angiospermen, die einzige, allein nothwendige Makrospore direct erzeugt wird. — Die verschiedene Werthschätzung, welche die Ontogenie erfuhr, ist vornehmlich dadurch bedingt worden, dass dem einen vornehmlich nur die durch die allgemeinen Gesetze der Entwicklung bedingte Aufeinanderfolge Eindruck machte, der andere vornehmlich durch specifische Wiederholungen aus der Ahnenreihe sich bestimmen liess. Auch eine richtige Würdigung der Ontogenie hat somit dem Wesen der beiden Erscheinungen Rechnung zu tragen.

Figuren-Erklärung.

Fast sämmtliche Bilder wurden nach Mikrotom-Schnitten ausgeführt, die mit Safranin-Gentianaviolett-Orange oder mit Safranin allein gefärbt waren.

Tafel IX.

Fig. 1 *a*. Medianer Längsschnitt des Scheitels eines fertilen Sprosses. An der linken Seite zwei verschieden alte Anlagen der weiblichen Blüthe. Vergr. 40.

1) Die Zelle etc., p. 273. Einleitung zum Handbuch der vergleich. und exper. Entwickelungsgesch., p. 56.

Fig. 1 *b*. Die obere Anlage der weiblichen Blüthe aus der vorhergehenden Figur. Unter ihr die Anlage eines Achselsprosses, über ihr eine Blattanlage. Vergr. 280.

Fig. 2, 3 und 4. Noch ältere Anlagen der weiblichen Blüthe. Vergr. 135.

Fig. 5. Seitenansicht einer ganzen weiblichen Blüthenanlage. Vergr. 55.

Fig. 6. Eine nächst ältere Anlage der weiblichen Blüthe. In 6 *a* 55 mal, in 6 *b* 310 mal vergr.

Fig. 7. Eine fast fertige Anlage der weiblichen Blüthe. Vergr. 55.

Fig. 8 und 9 *a*. Anlage der Embryosackmutterzelle. In 9 *b* die Embryosackmutterzelle von 9 *a* stärker vergrössert, der Kern in den Prophasen der Theilung. Fig. 8 und 9 *a* 375 mal, 9 *b* 1500 mal vergr.

Fig. 10. Kern der Embryosackmutterzelle im Spindelstadium. Vergr. 1500.

Fig. 11. Erste Theilung der Embryosackmutterzelle, in *a* 275 mal, in *b* 1500 mal vergrössert.

Fig. 12. Embryosackmutterzelle in vier Tochterzellen getheilt. Vergr. 375.

Fig. 13 und 14. Erster und zweiter Theilungsschritt der Embryosackanlage. Vergr. 375.

Fig. 15 *a*. Medianer Längsschnitt durch die empfängnissfähige, weibliche Blüthe. Vergr. 30.

Fig. 15 *b*, *c* und *d*. Querschnitte durch den Griffel einer empfängnissfähigen Blüthe und zwar *b* oberhalb der Mündungsstelle des Staubwegs, *c* an der Mündungsstelle, *d* unter derselben. Vergr. 110.

Fig. 16. Empfängnissfähiger Embryosack an einem medianen Längsschnitte der Blüthe. Vergr. 375.

Fig. 17 und 18. Der Augenblick der Befruchtung. Die Spermakerne in Contact mit dem Eikern und dem secundären Embryosackkern. Vergr. 375.

Fig. 19 u. 20. Erste Theilung der Keimanlage, die Endospermbildung verhältnissmässig weit fortgeschritten. Vergr. 375.

Tafel X.

Fig. 21—27. Aufeinander folgende Stadien der Keim- und Endosperm-Entwickelung, zum Theil aus medianen, zum Theil aus tangentialen Längsschnitten. In 26 *b* die zu 26 *a* gehörenden Antipoden. Vergr. 375.

Fig. 28 und 29. Nächstfolgende Stadien der Keimentwickelung. Vergr. 75.

Fig. 30. Ein ganzer Keim in *a* und *b* von entgegengesetzten Seiten gesehen. Vergr. 75.

Fig. 31. Ein nächst älterer Keim in Längsschnitt. In *a* 30 mal vergr., in *b* sein unterer Theil 75 mal vergr.

Fig. 32. Der reife Keim im Längsschnitt. In *a* 20 mal vergr., in *b* sein unterer Theil 75 mal vergr., in *c* ein Kern des Endosperms 330 mal vergr.

Fig. 33 und 34. Zwei verschiedene Stadien der äusseren Fruchtwandung. Vergr. 330.

Fig. 35—39. Querschnitte in verschiedener Höhe aus einer reifen Frucht, von unten nach oben fortschreitend. Vergr. 30.

Tafel XI.

Fig. 40. Anlage einer männlichen Blüthe im medianen Längsschnitt. Vergr. 30.

Fig. 41. Tangentialer Längsschnitt durch die Anlage einer männlichen Blüthe. Vergr. 30.

Fig. 42 und 43. Querschnitte durch die Anlagen männlicher Blüthen. Vergr. 30.

Fig. 44. Theil eines Querschnitts durch eine junge Anthere, nach aussen von der die beiden Pollensäcke einer Antherenhälfte trennenden Scheidewand. Vergr. 375.

Fig. 45. Kern einer Pollenmutterzelle in der Prophase. Vergr. 1500.

Fig. 46. Eine Pollenmutterzelle im zweiten Theilungsschnitt. Spindelstadium. Vergr. 1500.

Fig. 47. Junge Tetraden nebst angrenzenden Tapetenzellen. Vergr. 375.

Fig. 48 *a* und *b*. Anlage der generativen Zelle im Pollenkorn. Vergr. 1500.

Fig. 49. Junges Pollenkorn nach vollzogener Theilung. Vergr. 1500.

Fig. 50. Junges Pollenkorn. Die generative Zelle in Flächenansicht. Vergr. 1500.

Fig. 51. Generative Zelle in Seitenansicht. Vergr. 1500.

Fig. 52 und 53. Theile reifender Antheren, nach aussen von der die Pollensäcke einer Antherenhälfte trennenden Scheidewand. Vergr. 375.

Fig. 54. Querschnitt durch eine reife Anthere zur Zeit des Aufspringens. Vergr. 55.

Fig. 55. Reifes Pollenkorn. Vergr. 375.

Fig. 56. Ein Sprossende in medianem Längsschnitt, die Schutzvorrichtung durch Myriophyllinzotten vorführend. Vergr. 75.

Fig. 57. Zelle aus einem Vegetationskegel des Sprosses, der Kern im Spindelstadium. Vergr. 1500.

Fig. 58. Zelle in Theilung aus der Samenanlage Fig. 11. Kern im Spindelstadium. Vergr. 1500.

Fig. 59. Myriophyllinzotte an einem jungen Blattabschnitt: die Randborsten noch nicht entwickelt. Vergr. 280.

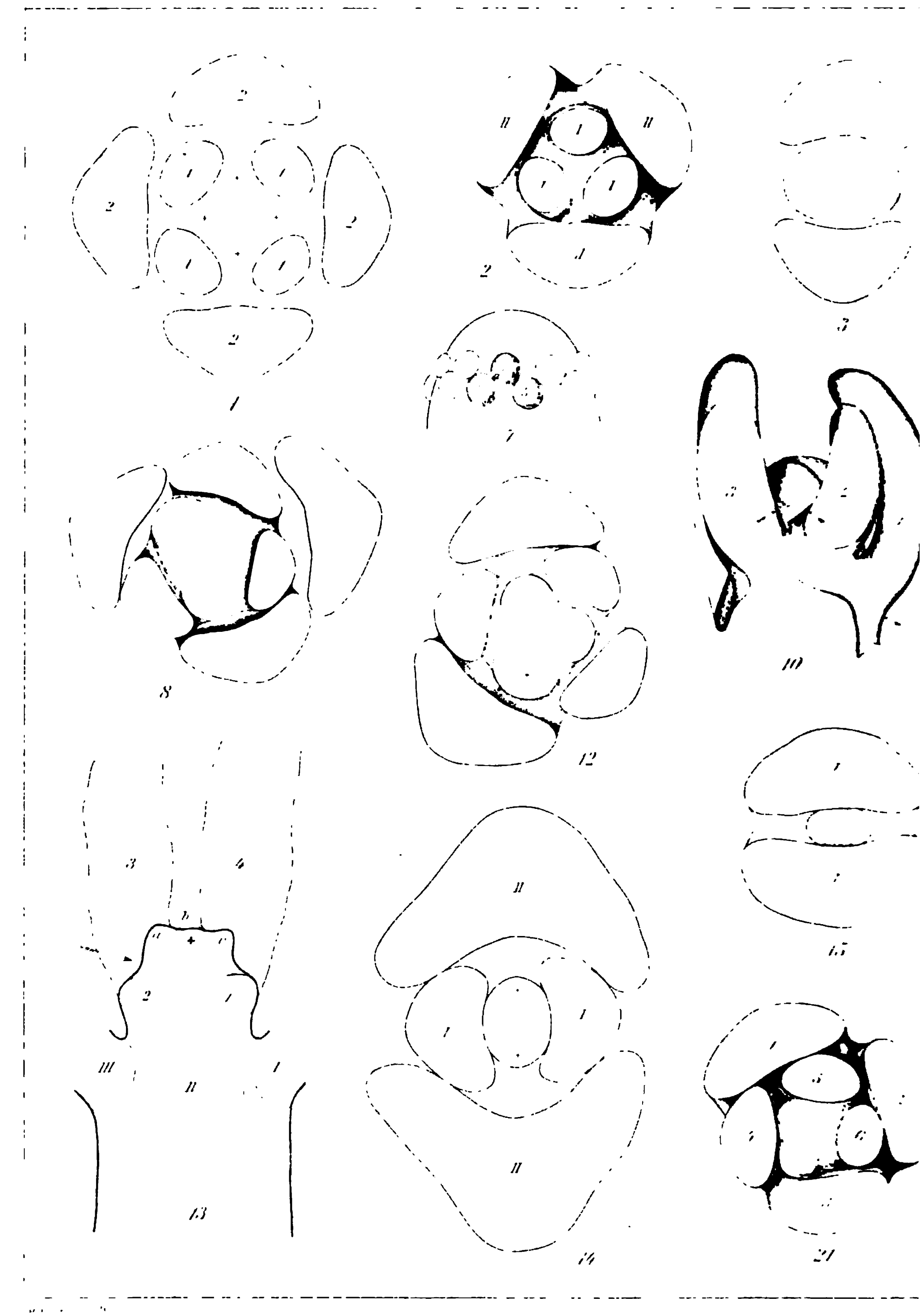
Fig. 60. Ende eines älteren Blattabschnittes; die Myriophyllinzotte schon in Degeneration begriffen, die Randborsten ausgebildet. Vergr. 1900.

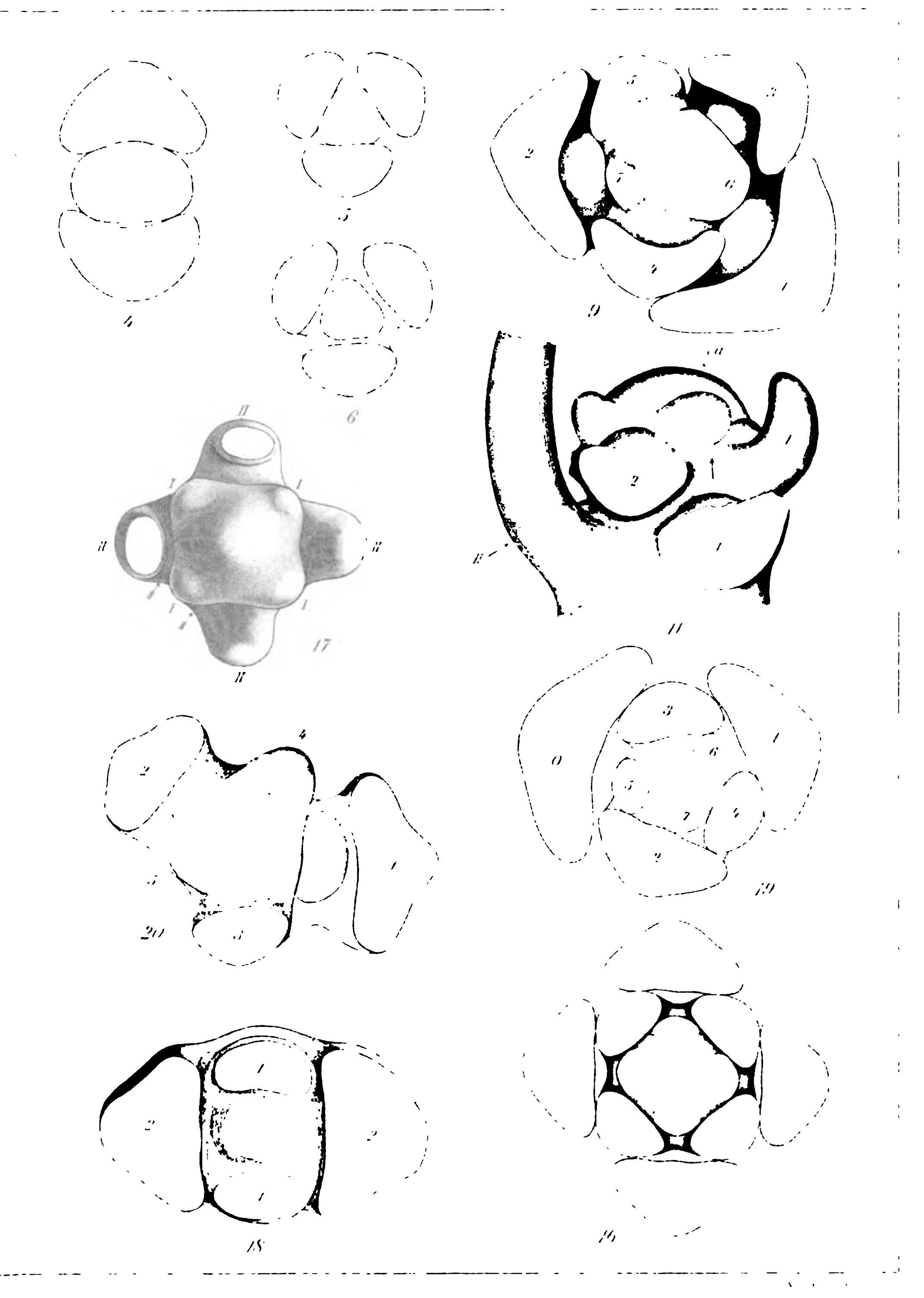
Fig. 61. Perigonblatt einer männlichen Blüthe. Es wurde ein verhältnissmässig breites und kurzes zur Darstellung ausgewählt. Vergr. 90.

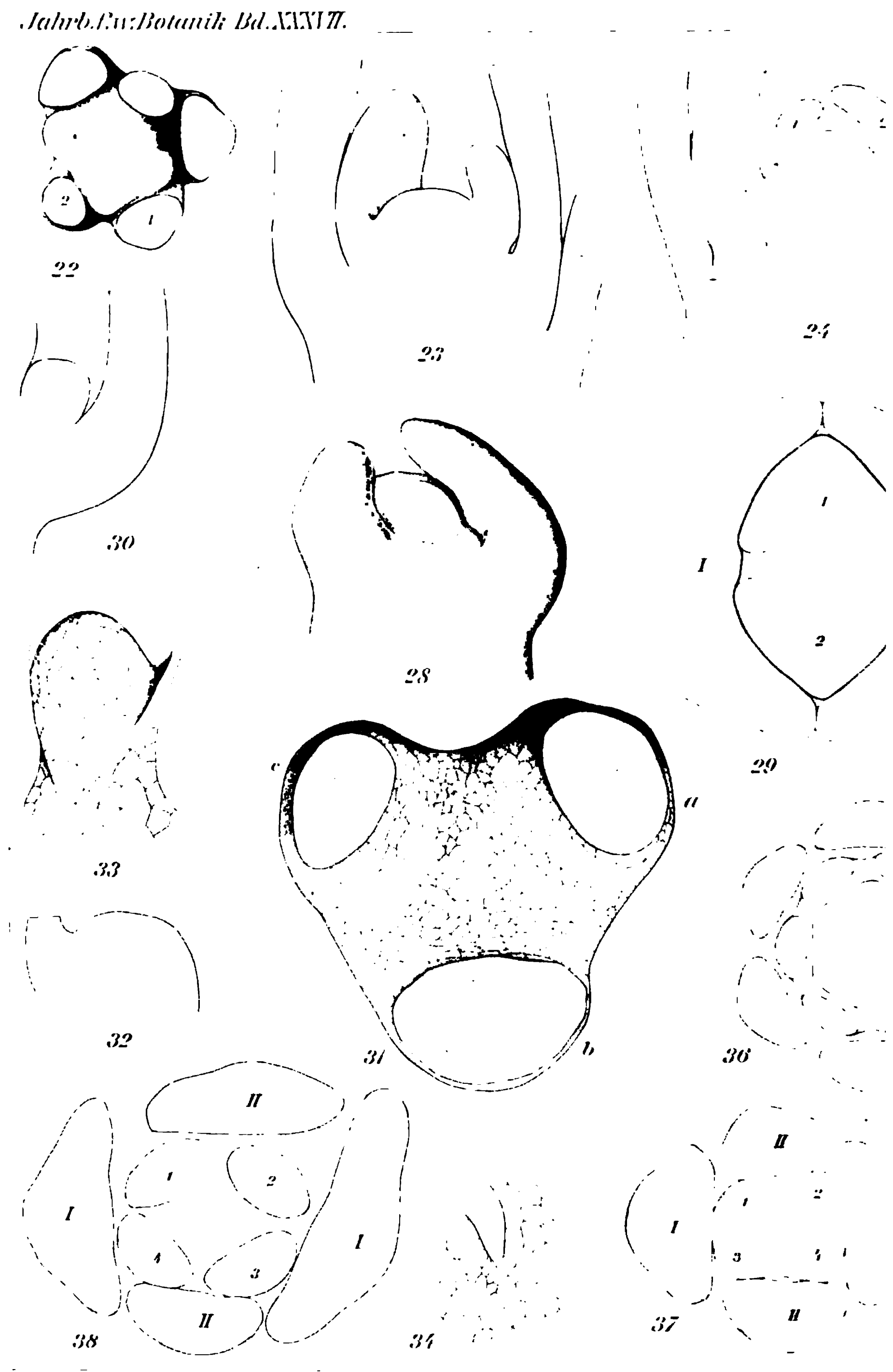
Fig. 62. Ein reifendes Staubblatt. Aussenansicht, von der Seite der Thecae. Vergr. 50.

Inhalt

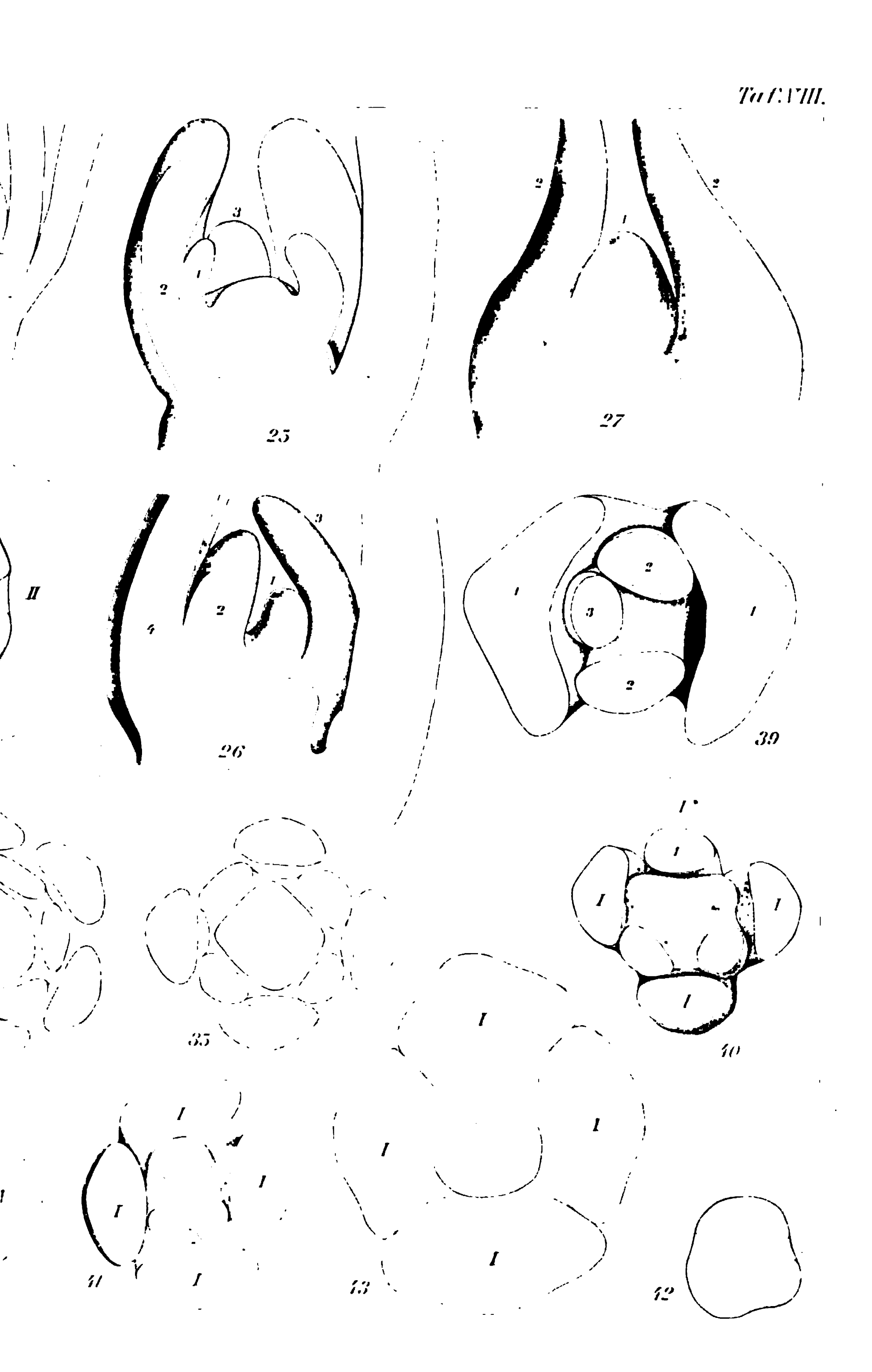
des vorliegenden 3. Heftes, Band XXXVII.







B. Leisering del.


25
26
27
35
39
40
41
42
43

1a 1b 2

3

16 8

15b

15c

15d

17 18

15a

E. Strasburger del.

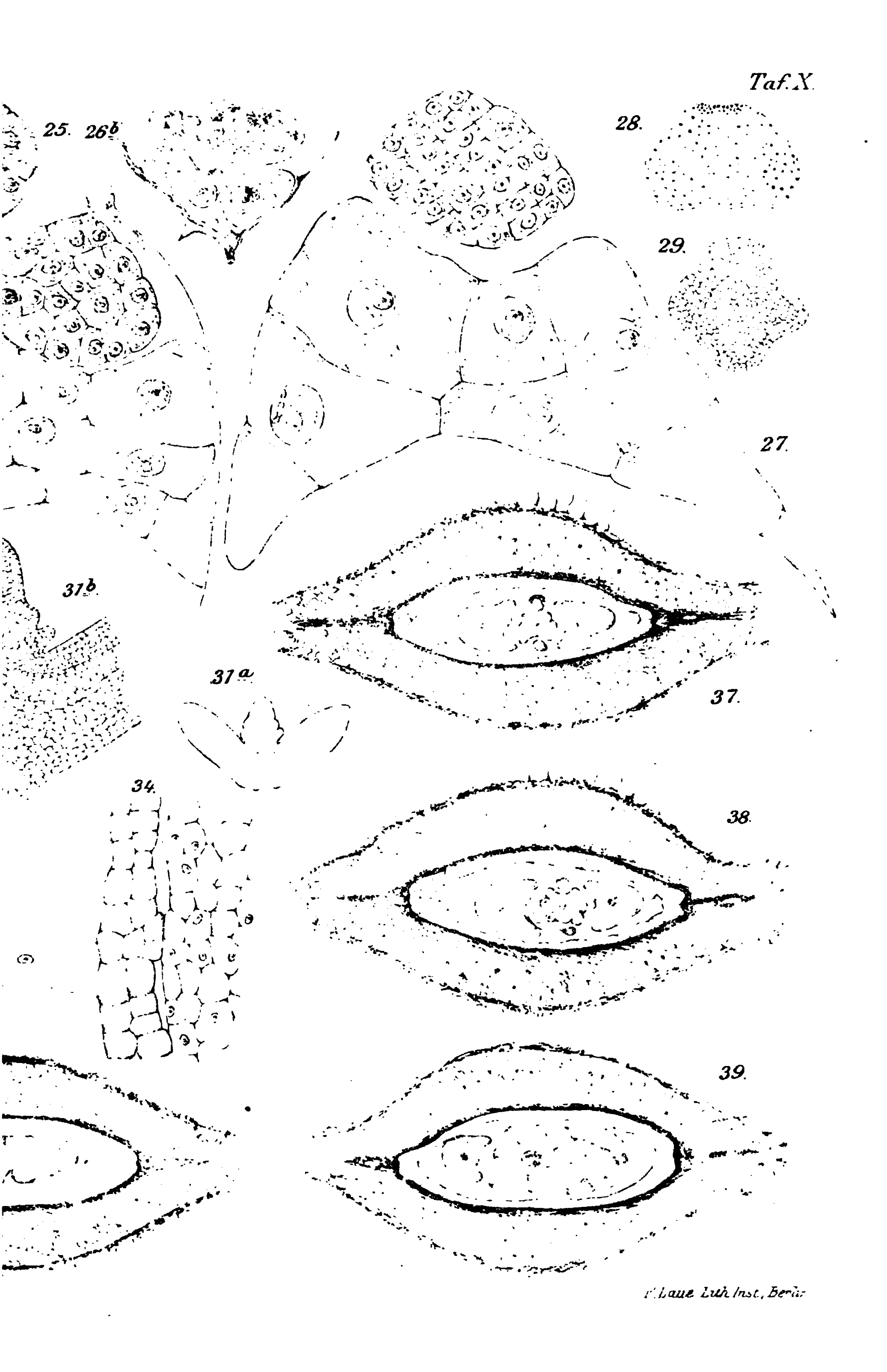
Taf. IX.



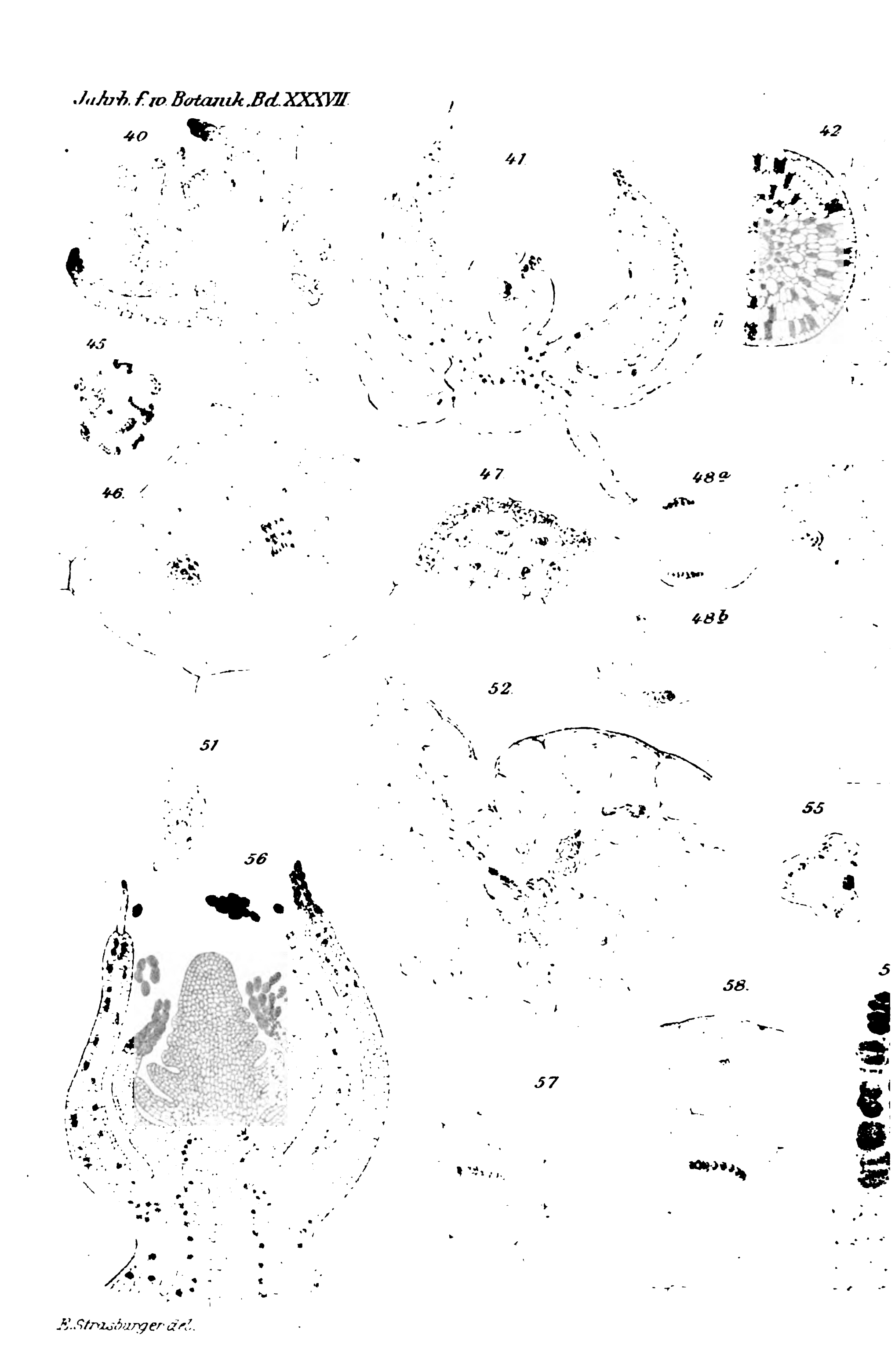
21. 22. 23. 24. 26a 30a 30b 32a 32b 32c 33. 35. 36

E. Strasburger del.

Taf. X.

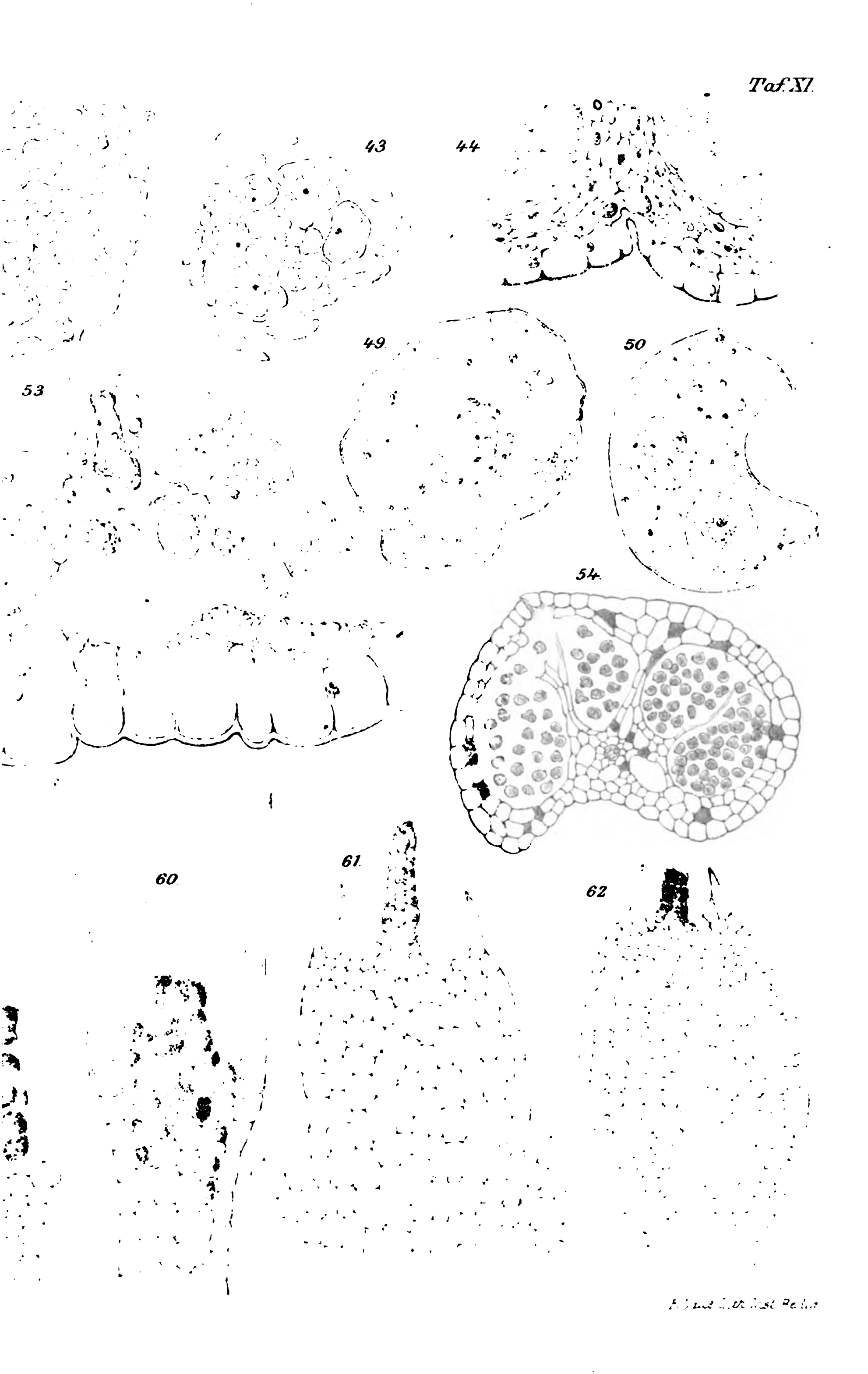


F. Laue Lith. Inst., Berlin



E. Strasburger del.

Taf. XI.



Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin
SW 46 Dessauerstrasse 29

Flora des nordostdeutschen Flachlandes (ausser Ostpreussen) von **Professor Dr. P. Ascherson** und **Dr. P. Graebner.** — Zugleich zweite Auflage von Ascherson's Flora der Provinz Brandenburg. Taschenbuchformat. In flexiblem dauerhaften Leinenband 20 Mk.

„. . . . Das Buch muss sich in jeder noch so kleinen floristischen Bibliothek Verbreitung verschaffen; dass es in wissenschaftlich-systematischen Bibliotheken der ganzen Erde nirgends wird fehlen dürfen, bedarf bei einer Flora aus Ascherson's Feder weiter keiner Versicherung“.

Hilfsbuch für das Sammeln parasitischer Pilze mit Berücksichtigung der Nährpflanzen Deutschlands, Oesterreich-Ungarns, Belgiens, der Schweiz und der Niederlande nebst einem Anhang über die Thierparasiten von **Dr. Gustav Lindau,** Kustos am Königl. Botanischen Museum und Privatdocent der Botanik an der Universität Berlin. Taschenformat. Dauerhaft gebunden 1 Mk. 70 Pfg.

„. . . Auf den kryptogamischen Exkursionen, die ich seit mehreren Jahren mit meinen Zuhörern unternehme, hat sich mir oft der Mangel eines Buches fühlbar gemacht, das in kürzester Form die Nährpflanzen und die auf ihnen beobachteten parasitischen Pilze aufführt.

Wie das Büchlein aus den Bedürfnissen der Praxis hervorgegangen ist, so soll es auch ausschliesslich praktischen Zwecken dienen. . . . .“

Hilfsbuch für das Sammeln der Zoocecidien mit Berücksichtigung der Nährpflanzen Europas und des Mittelmeergebietes von **G. Darboux,** Professor der Zoologie an der Universität Lyon und **C. Houard,** Assistent am botanischen Institut der Universität Paris. Taschenbuchformat. Dauerhaft gebunden 2 Mk.

Das obige Hilfsbuch bildet ein Seitenstück zu dem „Hilfsbuch für das Sammeln parasitischer Pilze von Dr. G. Lindau“. Wie dieses Hilfsbuch soll auch das Zoocecidien-Hilfsbuch nicht zur Bestimmung dienen; aber der Cecidiologe soll einmal sofort den Schmarotzer einer von ihm gesammelten Galle wiederfinden und zweitens soll ihm das Büchlein bei gegebener Pflanze die Liste aller Gallen anführen, die auf jener Pflanze vorkommen unter Hervorhebung der Punkte, auf die er seine Aufmerksamkeit richten muss.

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Inhalt der vorhergehenden Hefte 1, 2 u. 3, Band XXXVII.

Ueber correlative Beeinflussung des Geotropismus einiger Gelenkpflanzen.

Von

Hugo Miehe.

Mit 6 Textfiguren.

I. Einleitung.

Während der normale Verlauf der geotropischen Reizkrümmungen Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen und in seinen thatsächlichen Einzelheiten in befriedigender Weise aufgeklärt worden ist[1]), hat die Frage, wie die Krümmungsvorgänge bei Störungen des normalen Gleichgewichtszustandes der Pflanzen verlaufen, nur gelegentliche Berücksichtigung erfahren. Zwar ist der Einfluss verschiedener äusserer Agentien, die auf die ganze Pflanze einwirken, besonders in Hinsicht auf das Perceptionsproblem, studirt worden, nicht hingegen, in welcher Weise eine durch partielle Eingriffe verursachte Verschiebung der normalen Innenbeziehungen die geotropischen Processe correlativ beeinflusst. Solche störenden Eingriffe brauchen nicht direct Glieder der Reizkette zu treffen, sie modificiren vielmehr indirect jenen auf einem bestimmten Allgemeinzustand beruhenden Bedingungscomplex, den man als Stimmung der betreffenden Pflanze gegenüber einem Reize bezeichnet[2]).

Ein sehr gutes Object, die Beziehungen der einzelnen Theile eines Stengels und ihren Einfluss auf geotropische Processe zu untersuchen, sind die Gelenkpflanzen aus der Familie der Commelinaceen, besonders die Arten von *Tradescantia*. Während bei

1) F. Czapek, Untersuchungen über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVII, 1895, sowie „Weitere Beiträge zur Kenntniss der geotropischen Reizbewegungen", Bd. XXXII, 1898. Ausserdem vergl. die Litteraturstudie W. Rothert's in Flora, 1894, Erg.-Bd. p. 179.

3) W. Pfeffer, Die Reizbarkeit der Pflanzen. Verhandl. d. Gesellsch. deutsch. Naturforscher und Aerzte 1893.

einem gewöhnlichen Stengel eine continuirliche Zone jugendlichen, wachsenden Gewebes vorhanden ist, zerfällt der Stengel einer Gelenkpflanze, wenn man von der noch ganz jungen Spitzenregion absieht, in eine Anzahl bereits in den Dauerzustand übergegangener Stücke, zwischen denen Zonen eingeschaltet sind, die sich einen jugendlichen Charakter bewahrt haben. In dem ersten Falle gelingt es nicht, den Einfluss zweier Stengelpartien aufeinander zu präcisiren, weil in einer langen Region Wachsthums- und Krümmungsvorgänge continuirlich ineinander greifen; in einem Knotenstengel jedoch geben die fertigen Internodialstücke die Möglichkeit, die Beziehung einer Krümmungszone auf eine andere, weiter entfernt liegende festzustellen.

Die Veranlassung zu einer erneuten Untersuchung der geotropischen Erscheinungen an diesen Objecten gab mir eine neuerdings erschienene Abhandlung Kohl's[1]), in welcher er auf der Basis von bereits früher vertretenen Anschauungen[2]) sehr bemerkenswerthe Resultate mittheilt. Aehnlich wie bei Wurzelspitzen und Paniceenkeimlingen soll nach ihm eine räumliche Trennung der Perceptions- und Reactionszone in den Stengeln der Gelenkpflanzen vorhanden sein. Der geotropische Reiz soll in einem oberen Gelenk percipirt, durch das Internodium transmittirt werden und im folgenden Gelenk den Bewegungsmechanismus auslösen. Dabei soll auch eine Summirung der Reize eintreten, sodass die Intensität der Krümmung in einem tiefer gelegenen Gelenk von der Anzahl der Impulse von den oberen her abhängig sei. Bei der Wichtigkeit, die die Kohl'schen Angaben für das momentan sehr actuelle Problem der Wahrnehmung und Leitung[3]) von Reizen haben, war es geboten, eine objective Prüfung der geotropischen Vorgänge in Knotenpflanzen zu unternehmen, umsomehr, als die Angaben Kohl's zu früheren aus dem hiesigen Institut hervorgegangenen Untersuchungen[4]) in strictem Gegensatz stehen. Wir werden sehen, dass eine Reihe von Resultaten Kohl's zweifellos sicher sind, dass jedoch gerade sehr grundlegende Experimente

1) F. Kohl, Die paratonischen Krümmungen der Gelenkpflanzen. Botan. Ztg., 1900, p. 1.

2) F. Kohl, Die Mechanik der Reizkrümmungen, 1894, p. 21 u. f.

3) B. Němec, Die Reizleitung und die reizleitenden Structuren bei den Pflanzen. Jena 1901, p. 1.

4) R. Barth, Die geotropischen Wachsthumskrümmungen der Knoten. Leipziger Dissertation 1894, p. 18.

anders ausfielen, sodass unter Berücksichtigung weiterer neuer Thatsachen die Beurteilung der vorliegenden Erscheinungen in ganz anderer Richtung versucht werden muss.

Kohl sucht die Frage zu entscheiden, ob eine Reizleitung von einem oberen zu dem nächst unteren Knoten stattfinde, indem er zunächst an einem heliotropischen Versuch mit *Tradescantia* anknüpft[1]). Er zeigt, dass ein in seinem unteren Theil verdunkelter Stengel nicht nur im belichteten Gipfeltheile heliotropische Krümmungen ausführt, sondern auch die verdunkelten Knoten sich krümmen, und zieht daraus den Schluss, dass eine Fortleitung des heliotropischen Reizes stattfinden müsse. Analoges sucht er auch für den Gravitationsreiz zu konstatiren, und zwar sind es im wesentlichen zwei Experimente, die er anstellt. Einmal durchschneidet er ein Internodium und untersucht die Krümmungsfähigkeit des folgenden Gelenkes[2]). Um aber den bei diesem Versuch sich nothwendig ergebenden Einfluss der Verwundung auszuschalten, biegt er zweitens einen Stengel rechtwinklig in einem Internodium, ohne ihn zu knicken, und bringt ihn in eine solche Lage, dass der obere Schenkel senkrecht und damit der Knoten über der Biegung geotropisch nicht inducirt ist, der folgende hingegen dem Schwerkraftsreize ausgesetzt wird[3]). Diese beiden Experimente entscheiden bei ihm über die Frage nach dem Orte der Perception und der Existenz einer Fortleitung des Reizes, sind somit in erster Linie auf ihre Zuverlässigkeit zu prüfen. Erst dann werden die weiteren Experimente über partielle Einwirkung verschiedener Agentien discutirt werden können. Ausserdem galt es, eine wichtige Lücke auszufüllen, nämlich den Ort in einem Knoten genau zu bestimmen, von dem die Beziehungen zu dem folgenden, falls sie überhaupt in irgend einer Form existiren, ausgehen. Kohl spricht ganz unbestimmt von dem Gelenk oder dem Knoten als dem Sitz der Perception. Was soll man aber darunter verstehen? Ist es die schwach angeschwollene, noch wachsthumsfähige Internodialbasis, d. h. das eigentliche Gelenk, welches die wichtige Rolle spielt, oder das auf der Grenze zweier Internodien befindliche Knotengewebe? Er führt seine Schnitte immer im Internodium, sodass sowohl das obere Gelenk sammt dem Knoten, als auch die Spitze des Internodiums wegfällt.

1) l. c., p. 7.
2) l. c., p. 9.
3) l. c., p. 15.

Ueber die Technik der Versuche sei folgendes Allgemeine vorausgeschickt. Ich experimentirte meist mit abgeschnittenen Sprossen dreier Commelinaceen, nämlich mit *Tradescantia fluminensis*, *Tradescantia virginica* und *Zebrina pendula*. Kohl behauptet ausdrücklich, dass seine Resultate für alle diese Objecte dieselbe Gültigkeit haben, wie für die von ihm bevorzugte *Tradescantia repens*. Die Stengel auf den Klinostaten zu erziehen, hielt ich nicht für nöthig, wäre auch bei der sehr grossen Menge des Materials, das ich gebrauchte, sehr lästig gewesen. Ich suchte vielmehr möglichst gerade Stengel aus, die ja von *Tr. virginica* unschwer in tadelloser Beschaffenheit zu haben sind, aber auch in kräftigen Stecklingskulturen der anderen beiden Species in genügender Anzahl beschafft werden können. Ausserdem liefern die gewöhnlichen Anpflanzungen in den kräftigen, aufrechtstehenden Endsprossen brauchbares Material. Nicht üppig wachsende Stengel mit kurzen Internodien verwandte ich überhaupt nicht, da sie erfahrungsgemäss schlecht reagiren. Sehr gutes Material lieferte mir auch eine Freilandpflanzung von *Tr. fluminensis*. Besondere Sorgfalt wurde darauf verwandt, die Stengel genügend feucht zu halten. Sie wurden entweder in Zinkkästen oder in grösseren, flachen Porzellanwannen gehalten, auf deren Boden eine dünne Wasserschicht ausgebreitet war, und die mit einer Glasplatte geschlossen wurden. Wo die Art des Experimentes das Unterbringen in besondere feuchte Behälter unmöglich machte, wurden die Schnittflächen mit Fliesspapier umwickelt, welches in eine darunter gestellte Wasserschale tauchen und sich fortdauernd feucht erhalten konnte. Die Stengel wurden nicht, wie sonst bei geotropischen Versuchen üblich, in feuchten Sand gesteckt; auch die Methode Kohl's, sie mit Stecknadeln auf Korkplatten zu befestigen, hat mancherlei gegen sich. Sie wurden vielmehr durch Gips[1]) in folgender Weise befestigt. Der Stengel wurde horizontal gelegt und dann unterhalb des Knotens, dessen Krümmungsfähigkeit studirt werden sollte, eine Portion dickflüssigen Gips aufgetragen, die die mittlere Partie des Internodiums bedeckte. Wenn der Gips anfing zu erstarren, wurde der Stengel so verschoben, dass das kritische Internodium genau flach auf die Unterlage zu liegen kam. Auf solche Weise fixirte Stengel haben den Vortheil, dass irgend welche secundäre Verschiebungen unmöglich sind, dass sie immer

1) W. Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. Abhandl. d. kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wiss., Bd. XX, Leipzig 1893.

wieder genau nach der Messung in ihre vorige Lage zurückgebracht werden können, und dass schon ganz geringe Krümmungen aus der durch die untere Ebene der Gipsmasse gegebenen Anfangslage mit Sicherheit constatirbar sind. Schliesslich kann man auch Nummern und sonstige Notizen bequem auf dem Gips anbringen. Sämmtliche Versuche wurden im Dunkeln angestellt, um die Wirkung der Schwerkraft für sich zum Ausdruck zu bringen. Die Temperatur war im Sommer die gewöhnliche Zimmertemperatur, im Winter die eines geheizten Zimmers, schwankte also im Durchschnitt zwischen 15 und 20° C. Wegen individueller Verschiedenheiten wurde besonderer Werth darauf gelegt, eine möglichst grosse Anzahl von Exemplaren für die Versuche zu verwenden. Die auf diese Weise gewonnenen Durchschnittswerthe bilden ein hinlänglich zuverlässiges Vergleichsmaterial. Die Exemplare waren von möglichst gleicher Beschaffenheit, auch wurde immer derselbe Knoten geprüft, und zwar war dies der dritte, wenn wir den eben deutlich hervortretenden Knoten des Gipfels als ersten bezeichnen. Schliesslich sei noch darauf hingewiesen, dass die Experimente meist längere Zeit hindurch controllirt wurden. Kohl hat seine Versuche oft zu früh abgebrochen, und daraus erklären sich manche Abweichungen von unseren Resultaten.

II. Der Bau, das Wachsthum, die scheinbare Dorsiventralität und die normale geotropische Aufrichtung der *Tradescantia*-Stengel.

Der Stengel ist aus gleichartigen Theilstücken zusammengesetzt, den Internodien[1]. Sie sind an der Basis ein wenig angeschwollen und von einander durch eine festere Gewebeplatte getrennt, die eine nach aussen etwas vorspringende, ringförmige Kante bildet. An ihr sind die mit ihrer Scheide die zarte Internodialbasis umfassenden Blätter inserirt. Der anatomische Bau der ganzen Knotenpartie ist in kurzen Zügen folgender. Die Spitze des Internodiums besteht aus Dauergewebe. Die zerstreut liegenden Gefässbündel treten beiderseits mit Tracheïdenknäueln in Verbindung, die, in Gruppen angeordnet, ein festeres, centrales Gewebe in dem

1) A. Gravis, Récherches anatomiques et physiologiques sur le *Tradescantia virginica*, Bruxelles 1898. — Eberhard, Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Commelynaceen. Göttinger Dissertation 1900.

eigentlichen Knotendiaphragma bilden. Zwischen diesen Tracheïdenknäueln und dem Rindenparenchym, welches die vorspringende Kante bildet, befindet sich eine ringförmige meristematische Zone, aus welcher Vegetationspunkte hervorgehen, und zwar in der Achsel des Blattes die Achselknospe und rings im Umfange eine grössere Zahl von jungen Wurzelanlagen. Nach oben schliesst sich an diese Knotenplatte unvermittelt die Basis des nächstoberen Internodiums, d. h. das Gelenk an. Es unterscheidet sich von der übrigen Internodialpartie hauptsächlich durch die Zartheit des Gewebes, den Besitz eines mehrschichtigen Collenchymbeleges und den Mangel eines Sklerenchymringes. Die Stärkescheide ist nur in dem Basalstück des Internodiums entwickelt.

Von Wichtigkeit war es festzustellen, ob ein krümmungsfähiges Gelenk in normaler Lage noch in die Länge wächst, ob also die Krümmungsfähigkeit nothwendig an ein gewisses Maass normalen Wachsthums gebunden ist. Es wurde ein schmaler Schlitz in die Blattscheide des dritten Gelenkes geschnitten, und auf diesem selbst etwa in der Mitte ein Markenpaar mit chinesischer Tusche angebracht. Mittelst eines Horizontalmikroskopes wurde der Abstand von zwei durch eine Skizze festgelegten markanten Punkten dieser Marken gemessen und diese Messung nach 24 Stunden wiederholt. Die Stengel wurden dann horizontal gelegt und der Betrag der geotropischen Krümmung in dem gemessenen Gelenk nach 24 Stunden festgestellt.

Im folgendem seien Zuwachsgrössen (in Theilstrichen des Messoculars) und Krümmungswerth von 5 Stengeln von *Trad. flum.* mitgetheilt. Untersucht wurde das dritte Gelenk.

No.	Abstand der Marken		Geotrop. Krümmung nach 24 Std.
	anfangs	nach 24 Std.	
1	82	81,5	40°
2[1]	86	78	70°
3	81	82	40°
4	93	96	50°
5	100	98	60°

1) Die Abnahme des Abstandes, die ich öfter beobachtete und die nicht etwa durch Abspringen der Tusche verursacht war, kann ich mir nur dadurch erklären, dass das Gelenk leichte Krümmungen ausführte. Bei 5 liegt der Unterschied noch innerhalb des Fehlerspielraumes, der bei einem jedesmaligen Messfehler von 0,5 Theilstrich im ungünstigsten Falle zwei Theilstriche beträgt.

Andere Messungen an *Trad. flum.* und *Zebrina pendula* ergaben das gleiche Resultat. In einigen Fällen war geringer Zuwachs zu constatiren, in anderen gar keiner, ohne dass dadurch ein Unterschied in der späteren geotropischen Krümmung bewirkt würde. Wir dürfen also sagen, dass Wachsthum im dritten Gelenk in aufrechter Stellung noch stattfinden kann, in vielen Fällen jedoch erloschen ist, und dass es also keine nothwendige Vorbedingung für seine Krümmungsfähigkeit ist. Es hat in Folge dessen wenig Zweck, bei den folgenden Experimenten das Wachsthum zu controlliren, da, sofern sich etwa in einzelnen Fällen kein Wachsthum ergeben sollte, dies nicht die Folge des experimentellen Eingriffes zu sein braucht.

Selbstverständlich ist die Krümmung selber an ein durch die horizontale Lage neu inducirtes ungleichseitiges Wachsthum gebunden.

In noch ganz aufrechten jungen Stengeln von *Tr. flum.* und *Zebr. pendula* ist eine gewisse Dorsiventralität durch die Stellung der Blätter ausgeprägt, doch sind in Wirklichkeit diese Stengel orthotrop, da Differenzen der Reactionsfähigkeit nach verschiedenen Richtungen nicht vorhanden sind, wie ich mich des öfteren überzeugt habe. Die Dorsiventralität ist wahrscheinlich nur eine äusserliche, durch die heliotropische Stellung der Blätter vorgetäuschte. *Trad. virg.* macht selbstverständlich auch äusserlich einen durchaus orthotropen Eindruck. Uebrigens habe ich durchgehends die Stengel beim Horizontallegen so orientirt, dass die Blätter ihre Oberseite nach oben wandten.

Die geotropische Aufrichtung eines Stengels der *Tradescantia*-Arten unterscheidet sich in ihrem Verlauf nicht wesentlich von derjenigen eines ungegliederten Sprosses. Er krümmt sich zuerst an der Spitze, und zwar biegen sich hier auch die noch ganz jungen Internodien. Dann schreitet die Krümmung nach unten fort. Die Angabe Kohl's[1]), dass die Krümmung meist im dritten Knoten beginne, konnte ich nicht bestätigen. Allerdings leistet der dritte und zuweilen mit ihm der vierte Knoten die Hauptarbeit, sie sind schliesslich allein gekrümmt, während die Krümmung der oberen Gelenke sich allmählich wieder ausgleicht[2]).

1) l. c., p. 5.

2) Es sei hier darauf aufmerksam gemacht, dass an den ampelartig wachsenden, lang herabhängenden Stengeln alter Tradescantien die Krümmung der Knoten, welche die jungen Gipfeltheile aufrichten, ebenfalls allmählich zurückgehen muss, da ein solcher

Nach diesen einleitenden Bemerkungen werde ich die Experimente selber beschreiben, und zwar in der Reihenfolge, wie sie die fortschreitende Untersuchung anregte. Der begleitende Text wird sich auf die Feststellung der Thatsachen beschränken, die Discussion der Resultate in dem theoretischen Theile kurz versucht werden. Schliesslich werden im Zusammenhang mit weiteren Versuchen die gewonnenen Anschauungen bei einer Untersuchung der Perception des geotropischen Reizes benutzt werden.

III. Experimenteller Theil.

Den Ausgangspunkt für unsere Experimente gaben die Decapitirungsversuche Kohl's. Es war festzustellen, in welchem Umfange die von ihm mitgetheilte Thatsache richtig ist, dass nach Durchschneidung eines Internodiums der sonst noch krümmungsfähige folgende Knoten geotropisch inaktiv wird. Barth[1]) hat diese Experimente ebenfalls angestellt, allerdings nicht zu dem Zwecke, die Localisation der Perception und die Fortpflanzung des Reizes zu prüfen, sondern um die Krümmungsfähigkeit isolirter, verschiedenaltriger Knoten festzustellen. Er beobachtete, dass Knoten, über denen sich nur ein Internodialstumpf befand, normale Krümmungen auszuführen im Stande sind. Ich lasse nun meine eigenen Versuche folgen.

A. Durchschneidung des Internodiums.

Versuch 1.

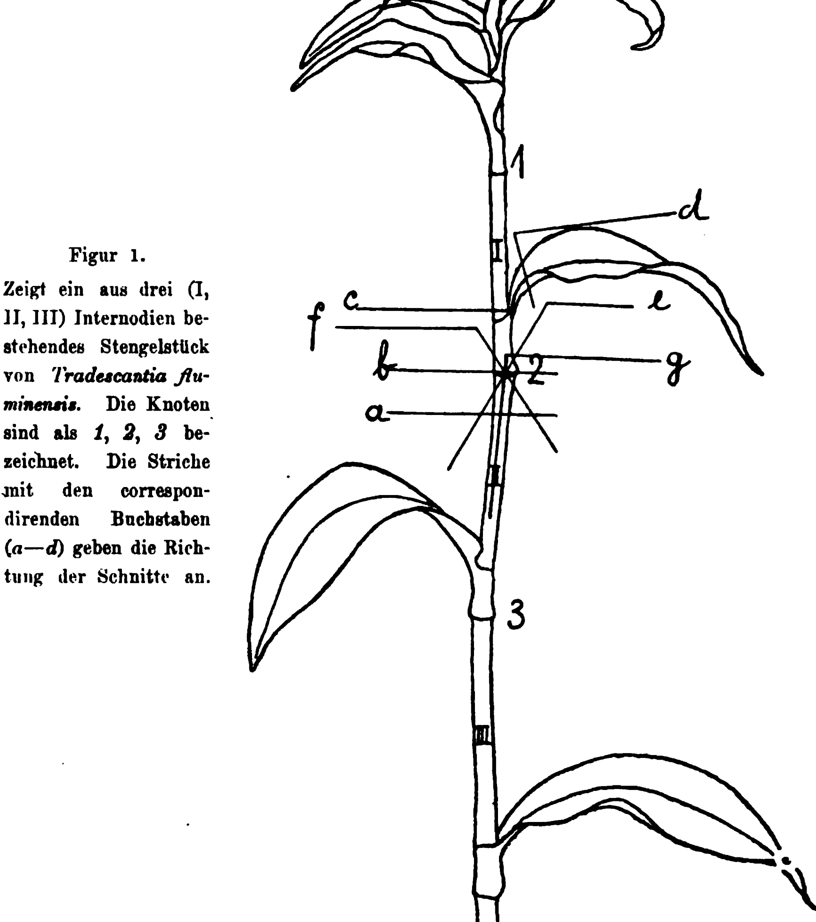
Sieben Stengel von *Tradescantia fluminensis* wurden im zweiten Internodium durchschnitten (Fig. 1, Schnitt *a*). Das folgende Inter-

langer Stengel in seinem unteren Theile oft ganz gerade ist. Diese Gestalt lässt sich nur so erklären, dass mit fortschreitender Verlängerung des aufgerichteten Gipfeltheiles die Krümmung der scharf gebogenen Gelenke allmählich zurückgeht und dadurch das inzwischen herangewachsene nächstobere Gelenk zur Krümmung veranlasst wird, bis dieses scharf geknickt ist und das älteste, vorher gebogene Gelenk sich gerade gestreckt hat. Ob diese Rückkrümmung als eine Folge des sich vergrössernden Gewichtes des Gipfels oder aber als Autotropismus, oder schliesslich als ein Baranetzky'sches Rückkrümmungsphänomen aufzufassen sei, lasse ich hier unerörtert. (J. Baranetzky, Ueber die Ursachen, welche die Richtung der Aeste der Baum- und Straucharten bedingen. Flora, Ergänzungsband 1901, p. 215.)

1) l. c., p. 18.

nodium wurde eingegipst. Die Objekte wurden in einem feuchten Zinkkasten horizontal gelegt.

Zeit	1	2	3	4	5	6	7	Durchschnitt
1 Tag	15°	20°	0°	20°	12°	8°	10°	12,1°
2 Tage	20°	20°	0°	20°	15°	10°	10°	13,5°
3 Tage	22°	25°	0°	30°	20°	10°	10°	16,7°



Figur 1.

Zeigt ein aus drei (I, II, III) Internodien bestehendes Stengelstück von *Tradescantia fluminensis*. Die Knoten sind als *1*, *2*, *3* bezeichnet. Die Striche mit den correspondirenden Buchstaben (*a*—*d*) geben die Richtung der Schnitte an.

Versuch 2.

Der obige Versuch wurde noch in der Weise variirt, dass der Internodialstumpf eingegipst wurde und das letzte Internodium sich bewegen konnte.

Zeit	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Durchschnitt
1 Tag	15°	10°	0°	15°	0°	0°	10°	10°	0°	0°	6°
2 Tage	15°	10°	5°	15°	0°	0°	10°	15°	0°	12°	8,2°
3 Tage	15°	20°	5°	15°	5°	5°	10°	20°	0°	20°	11,5°

Auch bewurzelte Topfpflanzen von *Tr. flum.* gaben ähnliche Resultate. In einem Falle war beispielsweise bei drei decapitirten Topfexemplaren innerhalb dreier Tage keine Krümmung eingetreten. Ganz selten erreichte die Krümmung höhere Werthe als 20° (einmal beobachtete ich eine solche von 32° nach 4 Tagen), vielmehr blieb bei anderen Versuchen der Durchschnitt hinter dem oben angegebenen noch erheblich zurück. Derselbe Versuch wurde mit *Zebrina pendula* und *Trad. virginica* angestellt. Im ersten Falle ergaben sich nach 2 Tagen Krümmungen von 8°, 15°, 23°, 17°, 32°, bei *Trad. virg.* solche von 30°, 50°, 30°, 40°. Schliesslich wurden noch 2 Stengel von *Trad. flum.* im Internodium durchschnitten und unter Wasser gehalten. Auch hier wurden nur Krümmungen von 18° resp. 15° erreicht.

Aus diesen Versuchen geht hervor, dass Kohl's Angaben nur für *Trad. flum.* Gültigkeit haben. Allerdings liess sich die von ihm behauptete vollkommene Unterdrückung der Krümmung nicht bestätigen, aber im ganzen kann man doch sagen, dass der Schnitt durch ein Internodium das folgende Gelenk fast vollständig seiner Krümmungsfähigkeit beraubt. Auch mir ist es unbegreiflich, welchem Irrthum Barth zum Opfer gefallen ist.

Vollkommen unzutreffend ist jedoch Kohl's verallgemeinernde Uebertragung seiner Befunde auf die anderen Arten. Es ergaben sich für *Zebr. pend.* immerhin bemerkenswerthe Krümmungen (32°) und für *Trad. virg.* solche, die von der normalen Grösse nicht viel abweichen (50°)[1]. Allerdings ist auch hier im Durchschnitt eine bemerkenswerthe Störung zu erkennen.

1) Ich befinde mich hier also in Uebereinstimmung mit Haberlandt, Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. 18, 1900, p. 268, Anm. 2.

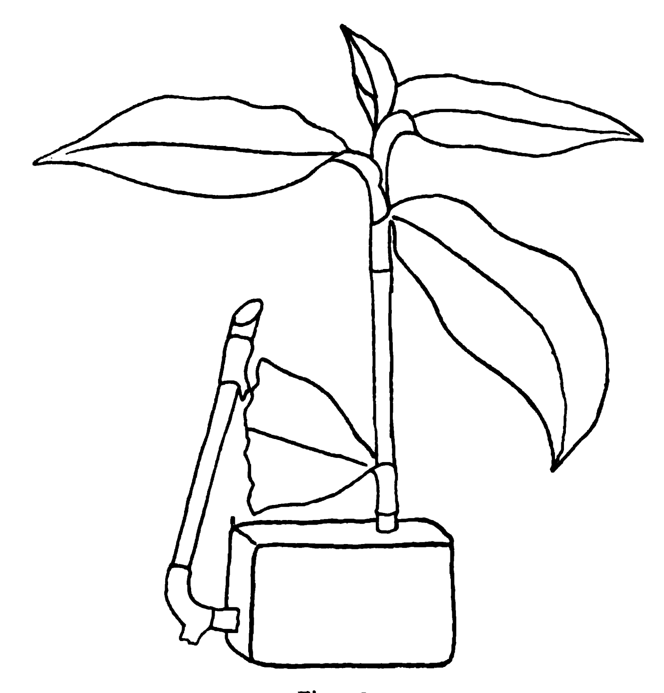
Die 3 Pflanzen zeigen uns also ein Verhalten, welches nur quantitativ verschieden ist. Ein Schnitt durch ein Internodium stört die Krümmung des folgenden Gelenkes und zwar je nach der Constitution der Objecte in verschieden hohem Grade. Am bedeutendsten ist die Störung bei *Trad. flum.*, weniger stark bei *Zebr. pend.* und verhältnissmässig am schwächsten bei *Trad. virg.* Schon diese Befunde lassen Kohl's Hypothese von der Transmission des Reizes in zweifelhaftem Licht erscheinen. Es ist nicht begreiflich, dass bei so nahen Verwandten so grosse Verschiedenheiten auftreten sollten, vielmehr weisen unsere Experimente auf eine andere Art von Störung hin, gegen die sich die Objecte nur verschieden widerstandsfähig verhalten. *Trad. flum.* ist ganz besonders empfindlich, nicht, wie Kohl sagt, die anderen Species, die sich der Regel nicht fügen wollten.

B. Biegung des Internodiums.

Der entscheidende Versuch ist der Kohl'sche Biegungsversuch, da hier der Factor der Verwundung fortfällt. Ich habe auf diesen Versuch ganz besondere Sorgfalt verwandt. Es handelt sich bei ihm darum, den zweiten Knoten vertikal, den dritten horizontal zu stellen. Man erreicht dies durch eine Biegung des zweiten Internodiums, die, mit der nöthigen Vorsicht ausgeführt, die Pflanze gar nicht verletzt. Anfangs wurden die Stengel in der von Kohl angegebenen Weise durch kreuzweis gesteckte Nadeln in der gewünschten Lage befestigt. Diese Methode hat zwar den Vorzug der Bequemlichkeit, ist aber deswegen nicht empfehlenswerth, weil Verletzungen und nachträgliche Verschiebungen vorkommen können. Ich gipste in Folge dessen die Stengel ein, indem ich den gebogenen Stengel so in einen kleinen Papierkasten einführte, dass das horizontale Ende aus einem kleinen Loch einer Seitenwand hervorragte. Nachdem der Stengel in dieser Lage mittelst Klammern fixirt war, wurde Gips in den Kasten gegossen. Der Sprossgipfel wurde genau in die Vertikale eingestellt und soweit eingegipst, dass der Knoten über der Biegung unverrückbar fixirt wurde (Fig. 2). Oft wurde er selbst vom Gips umschlossen. Das dritte Gelenk lag vollkommen frei. Die Objecte wurden dann in Zinkkästen gesetzt und feucht gehalten.

Für die Umbiegung der langen Stengel von *Trad. virg.* habe ich Korke verwandt. Kräftige, gebogene Stengel wurden vorsichtig

in eine entsprechend ausgeschnittene Rille einer Hälfte eines grossen Korkes geschoben. Die andere, ebenfalls mit einer Rille versehene Hälfte wurde dann aufgepasst und das ganze durch eine Klammer zusammengehalten. Da die Objecte wegen ihrer Grösse nicht gut in einen feuchten Raum gebracht werden konnten, wurden



Figur 2.
Ein im 2. Internodium gebogener und an der Biegungsstelle eingegipster Spross von *Trad. flum.* Die Krümmung des dritten Gelenkes war nach 40 Stunden eingetreten.

die Schnittflächen der Stengel mit Fliesspapier umhüllt, von dem ein Streifen in ein Gefäss mit Wasser herabhing. Sämmtliche Pflanzen waren während der Dauer der Versuche sehr frisch und üppig. Ich lasse eine Auswahl der Versuche folgen.

Versuch 3.

Zwei Stengel (*a*, *b*) von *Tradescantia fluminensis* wurden im zweiten Internodium gebogen und eingegipst (Fig. 2). Die Krümmung des horizontalen Gelenkes wurde gemessen.

Zeit	a	b	Zeit	a	b
1 Tag	10°	20°	4 Tage	91°	95°
2 Tage	50°	70°	5 Tage	100°	100°
3 Tage	70°	80°	7 Tage	125°	125°

Versuch 4.

Sechs Stengel von *Tradescantia fluminensis* wurden im zweiten Internodium gebogen und eingegipst. Messung wie oben.

Zeit	1	2	3	4	5	6	Durchschnitt
1 Tag	12°	5°	6°	19°	5°	6°	8,8°
2 Tage	90°	75°	30°	60°	50°	60°	60,8°
3 Tage	90°	75°	55°	90°	70°	90°	78,3°
4 Tage	100°	90°	80°	107°	100°	115°	98,7°

Versuch 5.

Fünf Stengel von *Tradescantia virginica* wurden im Internodium umgebogen und in Kork befestigt.

Zeit	1	2	3	4	5	Durchschnitt
1 Tag	0°	0°	0°	0°	0°	0°
2 Tage	0°	0°	0°	0°	0°	0°
4 Tage	28°	12°	0°	18°	0°	11,6°
5 Tage	35°	24°	0°	38°	13°	22°
9 Tage	46°	27°	10°	44°	13°	28°
Gebogenes Internodium	3	3	3	2	4	—

Der Vollständigkeit wegen sei noch hinzugefügt, dass sich *Zebr. pend.* ebenso wie die beiden anderen Arten verhält. Es wurden Krümmungen bis zu 40° beobachtet.

Diese Versuche zeigen, dass bei sämmtlichen untersuchten Pflanzen eine geotropische Reizung des höheren Knotens für die Krümmung des folgenden nicht nöthig ist. Dass sie fast sämmtlich entgegen den Kohl'schen Versuchen ausgefallen sind, hat jedenfalls in folgendem seinen Grund. Kohl giebt an[1]), dass an seinen ge-

1) l. c., p. 15.

bogenen Stengeln von *Trad. repens* nach 24 Stunden in dem horizontalen Gelenk keine Krümmung eingetreten sei. Ueber eine länger als 24 Stunden fortgesetzte Beobachtung sagt er nichts. Nun sehen wir aber, dass die Krümmung jedenfalls in Folge irgend einer Störung beim Biegen zunächst klein bleibt oder gar nicht eintritt. Erst am 2. oder 3. Tage macht sich eine energische Krümmung bemerklich. Schliesslich wäre es möglich, dass Kohl zu viel Gewicht auf einen etwas variirten Versuch gelegt hat, in welchem er einen blattlosen Stengel in eine gebogene Glasröhre einführte. In diesem Falle übt nämlich der Verlust der Blätter einen hemmenden Einfluss aus, wie wir später sehen werden.

Versuch 6.

Der oben beschriebene Versuch lässt sich noch variiren. Wenn man nämlich den gebogenen Spross so orientirt, dass der gipfeltragende Schenkel horizontal, der untere hingegen vertikal steht, so giebt dieser Versuch eine neue Möglichkeit, die Frage nach dem Sitz der Perception zu entscheiden, die von Kohl nicht benutzt wurde. In diesem Falle müssten nämlich von dem horizontalen zweiten Knoten fortdauernd Reize dem vertikalen unteren zufliessen, und dieser müsste sich eigentlich unaufhörlich krümmen. Dass dem nicht so ist, zeigen mir drei in der angegebenen Weise auf Korkplatten fixirte Stengel von *Trad. flum.* Das vertikale dritte Gelenk krümmte sich bei allen drei Pflanzen innerhalb von 7 Tagen nur um ca. 3°, eine Krümmung, die gar nicht in Betracht kommt. Ein Fortleitung des geotropischen Reizes von einem gereizten Theil nach einem ungereizten findet also bei unserem Object nicht statt. Ebenso ergaben ungebogene, im oberen Ende fixirte Sprosse im ersten freien Gelenk wenigstens im Anfang keine sich nach Schnelligkeit und Intensität auszeichnende Krümmung (vergl. Versuch 32).

Versuch 7.

Eine Möglichkeit musste bei dem Biegungsversuch noch ausgeschlossen werden, nämlich die, dass die Biegung selber vielleicht die Krümmung veranlassen könnte. Mehrfach angestellte und mehrere Tage fortgesetzte Klinostatenversuche gaben darüber Beruhigung. Gebogene und eingegipste Stengel wurden an horizontaler Achse so befestigt, dass der obere Stengeltheil parallel, der untere senkrecht zu der Achse stand. Durch eine untergeschobene Schale mit

Wasser, in welche die mit Fliesspapier umwickelten Stengelenden bei jeder Umdrehung eintauchen konnten, wurde für die nöthige Wasserzufuhr gesorgt. Der ganze Apparat stand im Dunkeln. Bei sämmtlichen 8 Stengeln liess sich keine Krümmung in der vorher constatirten Richtung feststellen. Die meisten Gelenke blieben gerade, bei einigen trat sogar eine schwache Andeutung einer Krümmung im entgegengesetzten Sinne auf.

Wir haben also jetzt folgende zwei Thatsachen festgestellt: 1. dass in der That für das Zustandekommen einer normalen Krümmung in einem Gelenk die Anwesenheit der nächst oberen Knotenpartie erforderlich ist, und 2., dass in dem oberen Knoten nicht der Perceptionsprocess für das folgende Gelenk stattfindet, sondern dass in der basalen Partie eines Internodiums alle Theilprocesse des geotropischen Vorganges sich abspielen. Zu dieser selben Ueberzeugung führen auch Nachwirkungsversuche, die ich an *Trad. flum.* anstellte. Da nach Kohl[1]) die Präsentationszeit für das dritte Gelenk 25 bis 30 Minuten betragen soll, wurden Stengel von *Trad. flum.* etwas länger, als diese angegebene Zeit, in intactem Zustand horizontal liegen gelassen und dann im zweiten Internodium abgeschnitten.

C. Nachwirkungsversuch.

Versuch 8.

Sieben Stengel von *Trad. flum.* wurden horizontal gelegt und nach 45 Minuten im zweiten Internodium decapitirt.

Zeit	1	2	3	4	5	6	7	Durchschnitt
1 Tag	12°	10°	15°	8°	10°	10°	10°	10,7°
2 Tage	12°	10°	15°	10°	10°	20°	20°	13,9°
3 Tage	20°	15°	20°	20°	10°	22°	22°	18,4°

In einem anderen Versuch wurden 4 Stengel ebenso behandelt, nur blieben sie 70 Minuten intact. Sie wiesen nach zwei Tagen Krümmungen von 20°, 10°, 20°, 6° auf.

Die hier constatirten Durchschnittswerthe unterscheiden sich von denjenigen der Versuche 1 und 2 nur so unwesentlich, dass

1) l. c., p. 19.

die Differenz keinesfalls irgend eine Bedeutung hat. Es können also hier nicht ähnliche Verhältnisse obwalten wie bei den Wurzeln, da sich viel ansehnlichere Krümmungen hätten ergeben müssen. Uebrigens sei ganz kurz darauf hingewiesen, dass Nachwirkungsversuche nicht ganz entscheidend sein können für den Nachweis einer localisirten Perception. Die ersten Stadien der Reaction brauchen durchaus nicht morphologisch sichtbar zu sein, und es wäre denkbar, dass diese während der Exposition vor sich gehende unsichtbare Einleitung der Krümmung, wenn sie einmal eingetreten ist, selbstständig weitergehen könnte. So würde ich auch etwaigen erheblicheren Krümmungen nach längerer Exposition nicht viel Werth beimessen.

D. Präcisirung des Ortes, von dem die Beziehungen eines Knotens zu dem folgenden Gelenk ausgehen.

Wir haben auf Grund der mitgetheilten Versuche von jetzt ab mit der Thatsache zu rechnen, dass in der That eine Beziehung zwischen zwei Knoten vorhanden ist. Aus dem einfachen Durchschneidungsversuch ist nichts näheres über den Ort dieser Beziehung zu entnehmen, weil, wie wir schon eingangs bemerkten, die ganze Knotenpartie entfernt war und die einzelnen Theile nicht im besonderen auf ihre Wirksamkeit untersucht sind.

Wir haben also genauer zu ermitteln, wo die verhängnissvolle Stelle ist, von deren Intaktheit die Krümmungsfähigkeit des folgenden Knotens abhängt. Dass es kein einfacher Wundreiz ist, scheint zunächst deshalb wahrscheinlich, weil wir wissen, dass bei anderen Stengeln einfache Entgipfelung die Krümmung nicht zu unterdrücken vermag. Um jedoch festzustellen, wie viel auf Rechnung des Wundreizes kommt, wurden folgende Versuche angestellt, die zunächst die Wirkung verschiedener Verwundungen im Internodium prüfen sollten.

a) Verwundungen im Internodium.

Versuch 9.

Sechs Stengel von *Trad. flum.* wurden durch zwei sich kreuzende Längsschnitte in der Mitte des zweiten Internodiums verwundet. Die Krümmung des folgenden Knotens betrug nach

Zeit	1	2	3	4	5	6	Durchschnitt
1 Tag	45°	40°	40°	42°	60°	55°	47°
2 Tage	70°	80°	90°	80°	90°	85°	82,5°

Längsschnitte im Internodium beeinflussen also die Krümmung des folgenden Gelenkes gar nicht.

Versuch 10.

Sechs Stengel von *Trad. flum.* wurden durch einen Flankenschnitt, der bis in die Mitte des zweiten Internodiums ging, verwundet.

Zeit	1	2	3	4	5	6	Durchschnitt
1 Tag	30°	35°	33°	35°	25°	40°	33°
2 Tage	35°	40°	40°	40°	38°	55°	41,3°

Versuch 11.

Neun Stengel von *Trad. flum.* wurden im zweiten Internodium auf beiden Flanken durch einen bis in die Mitte gehenden Schnitt verwundet und horizontal gelegt.

Zeit	1	2	3	4	5	6	7	8	9	Durchschnitt
2 Tage	0°	0°	0°	0°	10°	15°	2°	10°	10°	5,2°
3 Tage	8°	0°	0°	0°	10°	20°	2°	10°	10°	6,6°

Die Krümmung ging auch während der folgenden Tage nicht wesentlich weiter.

Versuch 12.

Fünf Stengel von *Trad. flum.* wurden in einem Internodium der Länge nach durch einen Stich mit einer langen Nadel verwundet.

Zeit	1	2	3	4	5	Durchschnitt
2 Tage	8°	0°	14°	0°	6°	5,6°
3 Tage	10°	0°	20°	0°	10°	8°

Die Verwundung des Markes hatte also ebenfalls bedeutende Abnahme der Krümmung zur Folge. Wo sie eingetreten war, war sie sehr unregelmässig, nach der Seite, sogar nach unten. Offenbar kommen hier Störungen des Reactionsmechanismus hinzu.

Versuch 13.

Fünf Stengel von *Trad. virgin.* wurden in der Weise verwundet, dass im zweiten Internodium

a) die Rinde bis auf's Mark durch einen Ringelschnitt durchtrennt wurde,

b) das Mark mittelst eines sehr schmalen scharfen Messers durchschnitten wurde, ohne die Rinde ausser an der Einführungsstelle des Messers zu verletzen.

	Zeit	1	2	3	4	5	Durchschnitt
A	2 Tage	8°	15°	18°	10°	15°	13,2°
	6 Tage	10.°	25°	25°	25°	20°	21°
B	2 Tage	2°	7°	15°	11°	13°	9,6°
	6 Tage	10°	20°	45°	25°	25°	25°

Ein Unterschied der Krümmung nach diesen beiden Operationen ist nicht sichtbar. In beiden Fällen ist jedoch eine deutliche Beeinträchtigung der Krümmungsfähigkeit zu bemerken.

Im Gegensatz zu Kohl's Ansicht von der Bedeutungslosigkeit der Verwundung im Internodium[1]) sehen wir, dass die Wirkung von Schnittwunden im Internodium sehr ungleich sein kann. Bei Verwundungen ist immer zweierlei zu unterscheiden, erstens der durch gewaltsames Abtödten einzelner Zellcomplexe hervorgerufene traumatische Reiz im engeren Sinne und zweitens die Unterbrechung des normalen Gewebezusammenhanges und der normalen Wechselbeziehungen. So tritt auch hier, je nachdem die Trennung senkrecht zur Achse oder parallel zu ihr erfolgte, eine ungleich grosse Wirkung der Wunde ein. Im letzten Falle kommt die Wirkung der Wundfläche fast allein zum Ausdruck, ohne eine durch Unterbrechung wichtiger Beziehungsbahnen verursachte Complikation. Wir sehen in Folge dessen in Versuch 9, dass Längsschnitte im Internodium so gut wie keine Wirkung haben, und dürfen hieraus

1) l. c., p. 14.

schliessen, dass die Wunde für sich jedenfalls keinen grossen Einfluss auf die Krümmungsfähigkeit des folgenden Gelenkes hat. Im ersten Falle ist nach den übrigen Versuchen dieser Gruppe immer eine Störung zu constatiren, die am bedeutendsten im Versuch 11 ausgefallen ist, wo zwei in ungleicher Höhe an gegenüberliegenden Flanken angebrachte Schnitte nahezu vollkommen die Krümmung des nächsten Gelenkes unterdrückten, mithin ebenso wie quere Durchschneidung des Internodiums wirkten. In den übrigen Versuchen ist die Störung, wenn auch deutlich, so doch geringer. Erst später, wenn wir die Beziehungen zweier Knoten zu einander kennen gelernt haben werden, werden wir untersuchen können, welche Gewebe als Leitbahnen fungiren. Hier beschränken wir uns darauf zu constatiren, dass in Versuch 1 nicht die Verwundung des Internodiums an sich, sondern die quere Trennung gewisser Gewebe die hemmende Wirkung hervorbringt, dass also erst secundäre Wirkungen der Wunde vorliegen.

b) Verwundung in der Knotenpartie.

In den Versuchen Kohl's vermissten wir die genauere Angabe der Stelle, wo ein Querschnitt für das folgende Gelenk verhängnissvoll zu werden beginnt. Es blieb unentschieden, ob etwa die Spitze des Internodiums, die Knotenplatte, oder das obere Gelenk der Ort der Beziehung ist. Aus verschiedenen Versuchen Kohl's geht zunächst hervor, dass, wenn der Schnitt etwas oberhalb des zweiten Gelenkes geführt ist (Fig. 1, Schnitt c), der dritte sich noch ziemlich bedeutend krümmt[1]). Seine Angabe, dass sich solche Gelenke nach zwei Tagen durchschnittlich 50° krümmen können, konnte ich bestätigen (vergl. Versuch 16b). Es galt dann den Schnitt dicht über der Knotenplatte zu führen.

Versuch 14.

An fünf Stengeln von *Trad. flum.* wurde der zweite Knoten an der Ansatzstelle der Blattscheide durchschnitten (Fig. 1, Schnitt b). Gemessen wurde die Krümmung des dritten Gelenkes.

Zeit	1	2	3	4	5	Durchschnitt
2 Tage	23°	20°	5°	37°	5°	18°
3 Tage	30°	20°	5°	50°	20°	25°
4 Tage	35°	25°	10°	53°	20°	28,6°

1) l. c., p. 10—12.

In anderen Versuchen ergaben sich Krümmungen von 18° bis 46°. Die fünf Stengel wurden nach Beendigung des Versuches mikroskopisch untersucht, um festzustellen, wo der Schnitt gegangen war. Bei 3 war der Schnitt genau in der Knotenplatte geführt worden und hatte diese selbst theilweise verletzt. Bei den übrigen Stengeln war eine mehr oder weniger breite Zellschicht über dem Knotengewebe intact geblieben, am meisten bei 1 und 4, wo noch ca. neun Lagen unverletzter Zellen vorhanden waren. Bei fünf hatte der etwas schräg geführte Schnitt das Diaphragma theilweise beschädigt. Das zweite Gelenk ist also jedenfalls nicht von Wichtigkeit für die Krümmung des dritten; auch die Spitze des zweiten Internodiums kann deswegen nicht der Sitz der korrelativen Beziehung sein, weil es sich in den Versuchen 1 und 2 als ganz gleichgültig herausstellte, wo das Internodium durchschnitten wurde. Beispielsweise wurde es auch dicht unter dem zweiten Knoten durchschnitten, ohne dass deswegen eine bedeutendere Krümmung eingetreten wäre. Die Resultate der angeführten Versuche weisen also darauf hin, dass jedenfalls im eigentlichen Knotengewebe die fatale Stelle zu suchen ist.

Um diese genauer zu präcisiren, wurden die folgenden Versuche angestellt. Da wir uns anfangs noch unsicher und tastend bewegten und die entscheidenden Resultate erst später gewannen, sind diese Versuche theilweis wenig bedeutungsvoll, so dass ich mich kurz fassen kann. Es wurden parallele und sich kreuzende Längsschnitte durch den Knoten gelegt, einzelne Flanken abgeschnitten, aufs Gerathewohl Einkerbungen gemacht etc. Die Krümmungen schwankten zwischen 5° und 50°, ohne dass zunächst eine deutliche Beziehung zwischen ihrer Intensität und der Art der Verwundung bestand. Planmässiger waren folgende zwei Parallelversuche.

Versuch 15.

Je fünf Stengel von *Trad. flum.* wurden im zweiten Knoten abgeschnitten (Fig. 1, Schnitt b). Bei der ersten Hälfte (a) wurde mittelst eines schmalen Messers das Tracheïdengeflecht in der Mitte des Diaphragmas herausgeschnitten, sodass die Embryonalzone und das Rindenparenchym bestehen blieben (vergl. p. 532). Die andere Hälfte (b) wurde des peripheren Parenchyms durch Abschneiden des vorspringenden Knotenringes beraubt, jedoch so, dass der Theil, der die Achselknospe trug, erhalten blieb. Nach drei Tagen

wurde die Krümmung gemessen und ausserdem eine anatomische Untersuchung angestellt, um den Umfang der Verwundung zu ermitteln. Das Ergebniss war folgendes.

Gruppe	Zeit	1	2	3	4	5	Durchschnitt
a	3 Tage	50°	35°	30°	50°	20°	37°
b	3 Tage	30°	30°	35°	35°	40°	33°

Die Untersuchung ergab, dass bei allen die Achselknospe einigermassen intact war, dass in der Gruppe *a* das Tracheïdengewebe, in der Gruppe *b* das Rindenparenchym vollständig entfernt war. Die Krümmungen waren ziemlich gleich gross in beiden Gruppen. Sie stehen hinter denjenigen des Versuches 16*a*, der uns die Durchschnittskrümmung von der Blätter beraubten, im zweiten Internodium dekapitirten Stengeln giebt, nicht zurück und lassen mithin den Schluss zu, dass weder der Verlust des Rindenparenchyms noch der des Tracheïdengewebes bestimmend für den Ausfall der Krümmung sein kann. Diese erfolgte in der unter diesen Umständen normalen Weise nur, weil bei beiden Versuchen die embryonalen Gewebe des Knotens intact geblieben waren. In einem anderen, dem Versuche 15*a* entsprechenden Experimente wurde die anatomische Untersuchung auch auf das dritte Internodium ausgedehnt, und zwar erregte eine lebhafte Thyllenbildung unser Interesse, die besonders reichlich bei starker Verwundung des Knotens auftrat.

Im Anschluss an frühere Beobachtungen[1]) bin ich geneigt, die Thyllenbildung in erster Linie auf einen Wundreiz zurückzuführen, eine Auffassung, die bereits Pfeffer[2]) in seiner Physiologie vertreten hat. Dass die Wucherungen regulatorisch einen Abschluss herbeiführen sollen, ist ja wahrscheinlich, wenngleich ihre grosse Ausdehnung in keinem recht begreiflich quantitativen Verhältniss zu diesem Zweck steht. Doch ist dieser Zweck ja gleichgültig. Thatsache ist, dass bei Verwundungen abnorme Wachthumsvorgänge eintreten können. Die Ausdehnung der Thyllenbildung giebt uns ein Mittel, die Wirkungssphäre der Wunde zu prüfen.

Im Internodium von *Trad. flum.* entstehen durch Aufreissen einzelner Ring- und Schraubentracheïden Hohlräume, die das ganze

1) H. Miehe, Ueber Wanderungen des pflanzlichen Zellkernes. Flora, Bd. 88, 1901, p. 148 u. f.

2) W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. 2, 1901, p. 157.

Internodium durchziehen und im Querschnitt als unregelmässig conturirte Löcher erscheinen. Sie sind rings von lebendigen Zellen umgrenzt, die zerrissenen Ring- und Schraubenphragmente liegen zerstreut in den Hohlräumen. Sie werden oben und unten durch die Knotengewebeplatten geschlossen. Werden diese verletzt, so beginnen die den Hohlräumen benachbarten, lebendigen Zellen auszuwachsen und füllen sie in Form eines blasigen Gewebes auf grössere oder kleinere Strecken hin aus. Zuweilen erstreckten sich nun diese Wucherungen bis in das dritte Gelenk hinein und zeigten damit an, dass die Wunde selbst in dieser Entfernung noch ein abnormes Wachsthum einzelner Zellen bewirkt hatte, dass also die Möglichkeit sehr wohl besteht, dass schon durch den Wundreiz im engeren Sinne eine Störung des geotropischen Bewegungsapparates selbst auf eine grössere Strecke hin herbeigeführt werden kann. Immerhin ist dieser Einfluss nicht sehr gross, kann jedoch bei starker Verwundung in Betracht kommen.

c) Einfluss der Entblätterung.

Da in manchen der voraufgehenden Versuche durch den Schnitt auch das Blatt des zweiten Knotens entfernt wurde und es gar nicht ausgeschlossen ist, dass seine Existenz ebenfalls wesentliche Bedeutung für die Krümmung des folgenden dritten Gelenkes hat, muss hier schliesslich noch auf den correlativen Einfluss der Entblätterung eingegangen werden. Dass dieser nicht zu unterschätzen ist, zeigten mir bald einige orientirende Versuche. Ich legte beblätterte und unbeblätterte, sonst ganz intacte Stengel von *Trad. flum.* horizontal und mass die Krümmung des dritten Gelenkes. Die entsprechenden Werthe für die beblätterten und unbeblätterten Stengel waren 78° resp. 26°, in einem anderen Versuche 80° resp. 25°, und zwar innerhalb dreier Tage. Ich stellte dann folgenden planmässigen Versuch an.

Versuch 16.

besteht aus drei Parallelversuchen. Sämmtliche Stengel von *Trad. flum.* wurden im zweiten Internodium dekapitirt (Fig. 1, Schnitt *c*). Der Gruppe *a* wurde dann das Blatt des zweiten Knotens genommen (Fig. 1, Schnitt *d*). Gruppe *b* behielt das Blatt, in der Gruppe *c* wurde sowohl das Blatt als auch die Blattscheide entfernt. Der Einfluss dieser Operationen zeigte sich in folgenden Krümmungswerthen des dritten Gelenkes.

a) Blattspreite entfernt.

Zeit	1	2	3	4	5	Durchschnitt
1 Tag	12 °	30 °	45 °	25 °	25 °	27,4 °
2 Tage	18 °	30 °	50 °	30 °	37 °	33
3 Tage	25 °	35 °	57 °	30 °	42 °	37,8 °

b) Blatt intact.

Zeit	1	2	3	4	5	Durchschnitt
1 Tag	40 °	40 °	30 °	50 °	45 °	41 °
2 Tage	50 °	45 °	35 °	60 °	55 °	49 °
3 Tage	65 °	58 °	45 °	70 °	67 °	61 °

c) Blattspreite und -scheide entfernt.

Zeit	1	2	3	4	5	Durchschnitt
1 Tag	20 °	20 °	35 °	15 °	40 °	26 °
2 Tage	35 °	33 °	45 °	20 °	52 °	37 °
3 Tage	37 °	45 °	50 °	28 °	60 °	44 °

Ein Vergleich der Stengel der Gruppe *b* und der Gruppe *a* zeigt, dass die Krümmung des dritten Gelenkes gehemmt ist, wenn das Blatt des zweiten Knotens entfernt ist. Dass thatsächlich der Verlust der Blattspreite und nicht die durch das Abtrennen bewirkte Verwundung des empfindlichen Knotendiaphragmas den Abfall der Krümmung verursacht, zeigt Gruppe *c*. Hier sind etwa dieselben Werthe zu constatiren, wie in *a*. Dieser Versuch reiht also einen neuen Factor an, der im Stande ist, correlativ auf die geotropische Krümmung zu wirken. Die Behauptung Kohl's, dass Entblätterung keinen Erfolg habe [1]), bestätigt sich also nicht. Interessant ist, dass auch Rothert [2]) bei Paniceenkeimlingen fand, dass nach gänzlicher Entfernung des ersten Laubblattes, die Krümmungsfähigkeit des Keimlings gänzlich erlischt. Er ist geneigt, dafür den Wundreiz an der Anheftungsstelle verantwortlich zu machen. Bei-

1) l. c., p. 14.

2) W. Rothert, Ueber Heliotropismus. Cohn's Beitr. 1896, Bd. VII, p. 70, Anmerk. 1.

läufig erwähnt sei noch, dass die Entfernung der Blattscheide auf das eingeschlossene Gelenk nur unwesentlich hemmend wirkt, und dass die kleine Störung sich bald ausgleicht. Eine stärkere Krümmung der nakten Gelenke konnte ich nicht finden. Ich kann mich also der bezüglichen Angabe Barth's[1]) wenigstens für *Trad. flum.* nicht anschliessen.

Die embryonale Zone der Knotenscheibe war also diejenige Stelle, deren vollständige Intactheit eine wesentliche Bedingung für die Krümmung des folgenden Gelenkes bildete. Eine zufällige Beobachtung lehrte mich nun einen Punkt kennen, der wiederum in dieser Zone bedeutungsvoller als das übrige Gewebe ist. An einer Reihe von Stengeln, die in der Knotenplatte abgeschnitten waren, bemerkte ich nämlich nach Verlauf mehrerer Tage einen Unterschied in der Krümmung, der sich nachträglich immer mehr accentuirte. Bei einigen hatte nämlich die Achselknospe, die durch den Schnitt nicht verletzt war, ausgetrieben, und solche Exemplare zeigten viel bedeutendere Krümmungen, als die, deren Achselknospe verletzt oder gar entfernt war. Dies führte mich auf die sonst sehr plausible und naheliegende Vermuthung, dass die Achselknospen eine entscheidende Rolle spielen. Um die Vermuthung zu prüfen, wurde ganz besondere Sorgfalt aufgewandt. Dieses Experiment ist das zweite entscheidende meiner Untersuchung. In dem ersten, dem Biegungsversuche, wies ich nach, dass die Perception nicht im oberen Knoten erfolgt, in diesem hoffe ich zu zeigen, dass trotzdem eine enge Beziehung zwischen den beiden Knoten statthat, und dass der Sitz des Einflusses hauptsächlich in der Achselknospe gegeben ist. Dieser Nachweis wird deswegen von einer gewissen Bedeutung für die Auffassung der geotropischen Vorgänge sein, weil ausser den im Gelenk verlaufenden Gliedern der Reizkette für das normale Zustandekommen einer Krümmung die Intactheit einer circumskripten Zone nötig ist, ohne dass diese Zone das perceptorische Organ ist.

d) Einfluss der Achselknospe auf das folgende Gelenk.

Um die Frage zu lösen, wurde zunächst folgender Versuch angestellt.

---

1) l. c., p. 20.

Versuch 17.

Sieben Stengel von *Trad. flum.* wurden der Spitze und sämmtlicher Achselknospen beraubt, ohne die Blätter zu beseitigen, und dann horizontal gelegt. Die Krümmung des dritten Knotens wurde gemessen, die beiden über ihm befindlichen hatten sich überhaupt nicht gekrümmt.

Zeit	1	2	3	4	5	6	7	Durchschnitt
1 Tag	20°	12°	8°	7°	9°	20°	20°	13,7°
2 Tage	30°	18°	15°	15°	10°	40°	25°	21,9°
3 Tage	45°	18°	15°	18°	10°	50°	30°	26,6°

Schon aus diesem Versuch geht hervor, dass die Krümmungsfähigkeit bedeutend verringert ist. Ganz aufgehoben ist sie freilich nicht, ja es sind in einzelnen Fällen ansehnliche, wenngleich hinter den normalen zurückstehende Krümmungen zu constatiren. In den folgenden Versuchen wurden immer nur zwei Internodien genommen und durch die Art der Operation der Wundreiz in den parallelen Versuchsreihen gleichgemacht.

Versuch 18.

Durch den zweiten Knoten von Stengeln von *Trad. flum.* wurde ein schräger Schnitt geführt und zwar so, dass einmal die Achselknospe auf diese Weise mit entfernt wurde (Fig. *A*, Schnitt *f*), das andere Mal stehen blieb (Fig. *A*, Schnitt *e*). Auf diese Weise wird es erreicht, dass die Wundfläche und der Rest der Embryonalzone bei beiden Arten von Stengeln ungefähr gleich sind. Vorausgesetzt, dass möglichst gleichartige Objecte genommen werden, setzt uns dieser Versuch in den Stand, ein Urtheil über den Einfluss der Achselknospe auf die Krümmungen zu gewinnen Ich theile zunächst den Erfolg eines solchen Versuches mit. Die Stengel *B* besitzen die Achselknospe noch, die Stengel *A* nicht.

Zeit	A.					Durchschnitt	B.					Durchschnitt
	1	2	3	4	5		1	2	3	4	5	
1 Tag	20°	10°	10°	10°	0°	10°	10°	25°	37°	20°	18°	22°
2 Tage	20°	10°	20°	20°	10°	16°	22°	25°	40°	30°	45°	32,4°
3 Tage	20°	12°	30°	20°	10°	18,4°	22°	25°	45°	30°	45°	33,4°

Durchschnittlich ist also die Krümmung derjenigen Gelenke, über welchen sich noch ein Vegetationspunkt befindet, doppelt so gross, als diejenigen der Stengel, die keinen mehr besitzen.

Versuch 19.

Je sechs Stengel von *Trad. virgin.* wurden in derselben Weise operirt (A = Schnitt e, B = Schnitt f, Fig. 1).

Zeit	A.						Durchschnitt	B.						Durchschnitt
	1	2	3	4	5	6		1	2	3	4	5	6	
2 Tage	80°	46°	20°	15°	15°	55°	38,5°	10°	30°	50°	25°	25°	38°	29,7°
4 Tage	90°	55°	30°	25°	35°	60°	49,2°	45°	52°	55°	25°	25°	40°	40.3°

Hier ist der Unterschied nicht sehr ausgeprägt und könnte auf zufälligen und individuellen Schwankungen beruhen. Da ich vermuthete, dass der normale Zustand vor der Operation vielleicht während der ersten Tage des Experimentes noch eine Nachwirkung ausüben könnte, variirte ich den Versuch so, dass ich die Objecte erst einige Tage nach der Operation horizontal legte.

Versuch 20.

Ich operirte im Freien befindliche Pflanzen von *Trad. virgin.* in der angegebenen Weise, liess sie drei Tage stehen und schnitt sie dann ab. Jetzt fiel der Unterschied sehr viel markanter aus.

Zeit	A.							Durchschnitt	B.							Durchschnitt
	1	2	3	4	5	6	7		1	2	3	4	5	6	7	
4 Tage	70°	70°	60°	70°	60°	70°	50°	64,3°	30°	30°	30°	45°	30°	45°	25°	33,6°

Bei einem anderen Versuch, den ich hier noch erwähnen will, war zwei Tage nach der Operation die Differenz nicht so gross, wie im letzten. Von acht Stengeln hatten sich innerhalb dreier Tage die mit Achselknospen durchschnittlich um 47°, diejenigen ohne Achselknospen um 34° gekrümmt.

Am auffälligsten traten die Unterschiede bei *Zebr. pendula* hervor. Diese Pflanze hat leicht austreibende Achselknospen, welche die Blattscheide durchbrechen. Der sehr gerade Wuchs dieser Stengel und ihre langen Internodien machen sie zu einem sehr guten Versuchsobject.

Versuch 21.

Von zwölf über dem zweiten Knoten abgeschnittenen Stengeln (Fig. 1, Schnitt *c*) von *Zebrina pendula* wurden sechs des Achselsprosses beraubt (*B*), der Rest intact gelassen (*A*). Sie wurden sofort horizontal gelegt.

Zeit	A. 1	2	3	4	5	6	Durchschnitt	B. 1	2	3	4	5	6	Durchschnitt
1 Tag	45°	30°	20°	50°	45°	20°	35°	15°	15°	25°	20°	20°	35°	21,7°
3 Tage	50°	30°	28°	78°	45°	20°	42°	15°	15°	25°	30°	20°	35°	23,3°

Der Unterschied liegt auf der Hand. Ausserdem zeigte sich hier noch eine Eigenthümlichkeit, die ich nicht selten beobachtete, die jedoch nicht immer auftritt. Die mit Achselknospen versehenen Stücke weisen häufig eine grössere nachträgliche Krümmung auf, so dass sich die Differenz vergrössert. In unserem Falle war sie nach einem Tage 12,5°, nach drei Tagen 18,5°.

Versuch 22.

Sprosse von *Zebr. pend.* wurden wie in Versuch 19 behandelt. Sie wurden zwei Tage im Gewächshaus gelassen, dann abgeschnitten und horizontal gelegt.

Zeit	A. 1	2	3	4	5	6	7	Durchschnitt	B. 1	2	3	4	5	6	Durchschnitt
1 Tag	45°	35°	40°	25°	40°	30°	50°	37,9°	10°	0°	3°	0°	0°	0°	2,1°
2 Tage	52°	35°	46°	25°	40°	35°	52°	40,7°	10°	0°	3°	0°	0°	0°	2,1°

Die Sprosse *A* hatten sich etwa um denselben Betrag gekrümmt, wie im vorigen Versuch, während die unter *B* eine fast vollkommene Unterdrückung der Krümmung erkennen liessen. Bemerkt sei, dass das obere Internodium noch durchaus frisch und turgescent war. Nach den Erfahrungen, die ich an *Trad. virgin.* machte, wird allerdings wohl auch hier mit der Zeit ein Absterben des überflüssigen Stumpfes eintreten. Doch dauert das bei *Trad. virg.* einige Wochen. Wir können deswegen hier, wie in den übrigen Fällen, das Ausbleiben der Krümmungen nicht ohne weiteres auf Kränklichkeit des Gelenkes zurückführen, weil deutliche Spuren derselben eben erst sehr viel später einzutreten pflegen. Wohl aber können wir schon darauf hinweisen, dass jene durch das Entfernen einer attractiven Wachsthumsphäre bewirkte

Veränderung der Stoffwanderungen, die zuletzt zu einer Abstossung des Stumpfes führt, schon in ihren ersten Anfängen eine tiefgreifende Wirkung auf den geotropischen Vorgang auszuüben vermag.

Die Versuche über den Einfluss des Achselvegetationspunktes lassen sich in einer anderen Weise noch etwas variiren.

Versuch 23.

Vierzehn kräftige Stengel von *Trad. flum.* wurden in folgender Weise verwundet. Sie wurden über dem zweiten Knoten abgeschnitten (Fig. 1, Schnitt *c*). Dann wurde ein medianer Längsschnitt bis an das dritte Gelenk geführt, und die eine Hälfte durch einen Querschnitt abgetragen (Fig. 1, Schnitt *g*), und zwar wiederum so, dass im Falle *A* die Achselknospen tragende Hälfte stehen blieb, im Falle *B* entfernt wurde. Die Blätter waren in beiden Fällen abgeschnitten.

A.

Zeit	1	2	3	4	5	6	7	Durchschnitt
1 Tag	35°	28°	35°	30°	25°	30°	26°	29,9°
2 Tage	40°	47°	40°	45°	35°	45°	50°	43,1°
3 Tage	50°	53°	40°	45°	40°	55°	55°	48,3°

B.

Zeit	1	2	3	4	5	6	7	Durchschnitt
1 Tag	13°	5°	10°	15°	15°	25°	15°	14°
2 Tage	20°	10°	25°	20°	25°	27°	30°	22,4°
3 Tage	25°	10°	30°	25°	25°	27°	30°	24,6°

Das Resultat entsprach durchaus den Erwartungen, ich muss jedoch hinzufügen, dass in einem anderen Versuche der Unterschied nicht so gross ausfiel. Hauptsächlich möchte ich hier auf den Effect aufmerksam machen, den die Wunde hervorgerufen hatte. Trotzdem diese sehr gross war und sich bis in die unmittelbare Nähe der motorischen Zone erstreckte, war doch bei *A* die Krümmung nicht sehr viel hinter der bei Versuch 16*b* zurückgeblieben.

Die vorstehend beschriebenen Versuche lassen wohl darüber keinen Zweifel, dass die Achselknospe in der That in engen Beziehungen zu dem folgenden Gelenk steht. Denn in allen meinen

Experimenten war die durchschnittliche Krümmung eines Gelenkes, über welchem sich noch eine intacte Achselknospe befand, grösser, als wenn diese fehlte. Der Unterschied der Krümmung war dann, wenn die Stengel gleich nach der Operation horizontal gelegt wurden, nicht in allen Fällen gleich ausgeprägt, so dass ich bei einzelnen Versuchen im Zweifel war, ob der vorhandenen Differenz wirklich viel Bedeutung zuzuschreiben sei. Beispielsweise war in Versuch 19 der Unterschied zu gering, um ihn zu irgend welchen Schlussfolgerungen zu verwerthen. Unzweifelhaft deutlich wurde jedoch die Differenz, wenn die Horizontallegung erst einige Tage nach der Operation erfolgte. Besonders *Zebr. pend.* erwies sich als sehr empfindlich. Es ist möglich, dass die Entfernung der bei diesem Object besonders leicht und kräftig austreibenden Achselknospen ganz besonders tiefgehende Störungen hervorruft.

Bei den meisten Versuchen war die Krümmung der Gelenke, über denen sich kein Achselvegetationspunkt mehr befand, durchschnittlich grösser als nach vollständiger Entfernung des Knotengewebes. Wir müssen deswegen auch hier wieder sagen, dass das übrige, embryonale Knotengewebe ebenfalls in Beziehung zum folgenden Knoten steht, dass aber der Achselvegetationspunkt besonders eng correlativ mit ihm verknüpft ist.

E. Wie beeinflusst die partielle Einwirkung verschiedener Agentien auf den Gipfeltheil das folgende, unter normalen Bedingungen befindliche Gelenk?

Die Art, wie Kohl den Einfluss verschiedener Gase (Kohlensäure) auf die von ihm behauptete Perceptionsthätigkeit eines oberen Knotens nachzuweisen sucht[1]), erscheint uns so wenig einwandsfrei, dass wir auch hier an der Hand genauerer Experimente uns ein eigenes Urtheil zu bilden bemüht waren, wenngleich die Resultate Kohl's nach dem, was wir bisher festgestellt hatten, ganz plausibel erschienen. Es war zu erwarten, dass eine Lähmung der jungen Vegetationszonen in ganz ähnlicher Weise die Krümmungsfähigkeit des folgenden Gelenkes herabsetzen würde, wie vollständige Entfernung derselben.

Untersucht wurde der Einfluss, den eine Störung des Gipfeltheiles durch Wasserstoff, luftfreies Wasser, Aether, Kohlensäure,

1) l. c., p. 15.

Eingipsen, Verdunkelung und Kälte auf das geotropische Verhalten des nächsten unter normalen Bedingungen befindlichen Gelenkes haben würde, d. h. in welchem Grade Sauerstoffmangel, Anästhesirung, Gift, mechanische Wachsthumshemmung, Lichtmangel und Kälte bei partieller Applikation stimmend auf den Geotropismus wirken können. Auch hier erweisen sich wieder die Gelenkpflanzen als besonders günstige Objecte, denn in keinem anderen Falle gelingt es, die wachsenden Gipfeltheile eines Stengels getrennt von einer noch actionsfähigen Krümmungszone zu afficiren.

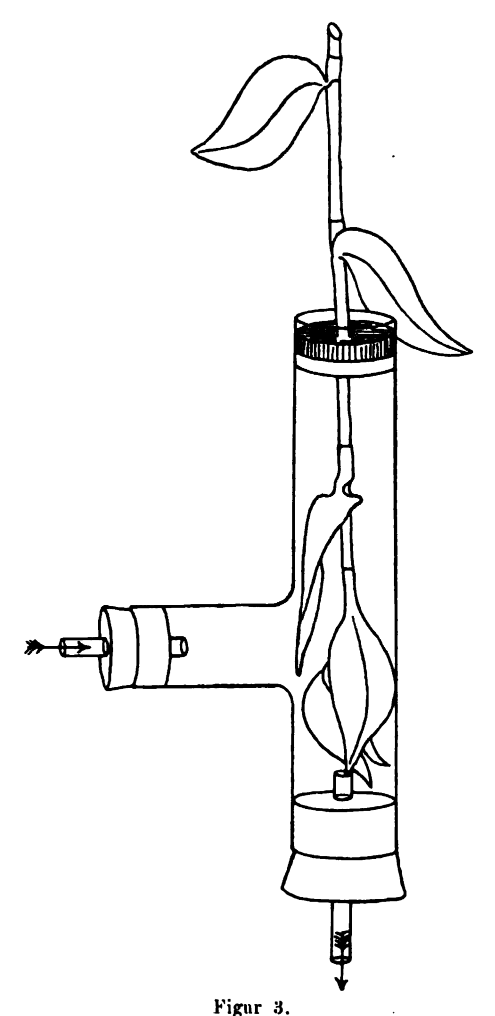
Ich lasse auch hier zunächst die Experimente selber folgen und verschiebe die Discussion auf später. Die Versuche mit Gasen leiden an einem Mangel, der sich schlecht vermeiden lässt. Es gelingt zwar relativ leicht, durch guten Verschluss zwei getrennte Medien für den Stengel herzustellen, und zwar exacter, als Kohl dies gethan; unvermeidlich ist es jedoch, dass beide durch den Stengel der Pflanze selbst communiciren, und so ein, wenn auch jedenfalls sehr geringer, intercellularer Gasaustausch ermöglicht wird. Dem konnte wenigstens in etwas dadurch abgeholfen werden, dass das Internodium, welches durch den Abschluss ging, möglichst lang gewählt und dieser selbst in die Mitte des Internodiums verlegt wurde.

a) Wasserstoff.

Versuch 24.

Ein möglichst gerader Stengel von *Trad. flum.* wurde mit seinem ganzen oberen Ende in den langen Theil eines T-rohres eingeführt, sodass etwa die Hälfte des zweiten Internodiums sich noch innerhalb des Rohres befand und das dritte Gelenk aus ihm hervorragte (Fig. 3). Der Abschluss wurde durch zwei halbe Korkscheiben, die zwischen sich ein Loch für den Stengel offen liessen, bewirkt. Zur vollständigen Dichtung empfahl sich Cacaobutter, die jedoch von innen durch das kurze Ende des T-rohres eingeführt werden musste, damit der Stengel während des langsamen Erstarrens der Cacaobutter in aufrechter Stellung gehalten werden konnte. Die andere Oeffnung des langen Schenkels wurde durch einen durchbohrten Gummistopfen geschlossen, in welchem eine doppelt gebogene Glasröhre steckte. Diese schloss ein zweites, auf dieselbe Weise mit einem Stengel versehenes T-rohr an, sodass gleichzeitig zwei Versuche ausgeführt werden konnten. Das kurze Stück des ersten T-rohres war mit dem Wasserstoffapparat ver-

bunden; dasjenige des zweiten trug ein doppelt gebogenes Glasrohr, welches mit seinem freien Schenkel in einen Cylinder mit Wasser tauchte. Der Wasserstoffstrom passirte zunächst ein U-rohr mit Kalilauge und ein solches mit Kaliumpermanganat, belud sich dann in einem mit nassem Fliesspapier ausgekleideten dritten U-rohr mit Feuchtigkeit, um dann durch den kurzen Schenkel in das erste T-rohr einzutreten. Ein solches Gaskammerpaar wurde, nachdem es mit dem Wasserstoffapparat verbunden war, zunächst in verticaler Lage gehalten, sodass der H-Strom die Luft verdrängen konnte und die Stengel nicht eher in die geotropische Reizlage gelangten, bis sich ihre oberen Theile wirklich in H-atmosphäre befanden. Nach Verlauf einer Viertelstunde wurden dann die Kammern horizontal gelegt, und zwar so, dass das letzte Internodium sich dicht über einer mit Wasser gefüllten Schale befand, aus welcher die Schnittfläche mittelst eines Fliesspapierstreifens Wasser ansaugen konnte. Der ganze Apparat stand im Dunkelzimmer bei einer Temperatur von 15—20° C.



Figur 3.
Ein in ein T-Rohr eingeführter Spross von *Trad. fluminensis*. Die Pfeile geben den Eintritt und Austritt der angewandten Gase an. Die weisse Schicht hinter dem (schraffirten) Kork stellt Cacaobutter dar.

Der Einfachheit halber ziehe ich die zu verschiedenen Zeiten gemachten Versuche zusammen und füge gleichzeitig die Weiterkrümmung desselben Knotens nach Unterbrechung des Versuches bei.

	1	2	3	4	5	6	Durchschnitt
Nach eintägiger Einwirkung von H	0°	0°	20°	25°	20°	20°	14,2°
Nach Unterbrechung des Versuchs in Luft horizontal gelegt; nach 1 Tage .	35°	40°	45°	65°	42°	32°	43,2°

Der Wasserstoff wirkt also ähnlich wie das Wegschneiden der Spitze, er reducirt die Krümmung des freien Gelenkes. Die Weiterkrümmung in Luft, die theilweise ziemlich bedeutend war, zeigt, dass die Bewegungsfähigkeit des Knotens sich nicht erheblich vermindert hatte. Was den oberen, in Wasserstoff gewesenen Theil des Stengels anbetrifft, so hatte er die Behandlung verhältnissmässig gut überstanden. Zwar waren die jüngsten Theile des Stengels, sowie grössere Partien der Blätter abgestorben, das übrige sah jedoch ganz frisch aus und erholte sich später in Luft ganz gut, wie eine mehrtägige Beobachtung lehrte. Bei einzelnen Exemplaren trat sogar, wenn auch spät, in den oberen Gelenken, die natürlich während des Versuchs vollkommen gerade geblieben waren, eine Krümmung auf.

b) Ausgekochtes Wasser.

Versuch 25.

Im Anschluss hieran sei ein Versuch mitgetheilt, in welchem der Gipfeltheil sich in luftfreiem Wasser befand. Wiederum wurde ein Stengel von *Trad. flum.* in das erwähnte T-rohr eingeführt (Fig. 3), dieses mit ausgekochtem Wasser gefüllt. Die Oeffnungen wurden durch Korke geschlossen, wobei nach Möglichkeit das Auftreten von grösseren Luftblasen vermieden wurde. Ganz gelang das allerdings nicht. In Uebereinstimmung mit Kohl[1]) fand ich, dass das freie dritte Gelenk sich noch gut krümmte. Die Krümmungen waren fast normal, wie die folgende Tabelle zeigt.

Zeit	1	2	3	4	Durchschnitt
1 Tag	35°	40°	60°	55°	47,5°
2 Tage	45°	65°	70°	65°	61,2°
3 Tage	50°	70°	70°	70°	65°

1) l. c., p. 20.

Die Wirkung des ausgekochten Wassers scheint also in unserem Fall nicht so erheblich zu sein, wie es Wortmann[1]) angiebt. Der grosse Unterschied zwischen dem Resultat dieses Versuches und demjenigen des vorhergehenden liegt jedenfalls daran, dass die Ausschliessung des Sauerstoffs durch ausgekochtes Wasser nur sehr unvollständig ist, und ausserdem durch den Stengel fortdauernd O nachströmen kann, während der constante H-strom das eindringende O fortwährend fortführt.

c) Aether.

Versuch 26.

Bei diesen Versuchen stellte sich eine technische Schwierigkeit heraus, die ich nicht ganz habe überwinden können. Es giebt nämlich kein vollkommenes Abschlussmittel, das einerseits undurchdringlich für Aether ist, andererseits aber auch der Pflanze nicht schadet. Ich habe schliesslich doch wieder Cacaobutter gewählt, indem ich annahm, dass eine dicke Schicht den Uebelstand verringern würde. Gleichwohl kann ich nicht garantiren, dass wirklich ein scharfer Abschluss vorhanden war. Nach unseren Erfahrungen würde es jedoch nicht viel schaden, wenn in der That eine kleine Menge Aether in die Atmosphäre des kritischen Gelenkes gelangte; denn wir werden sehen, dass wenig Aether nur sehr geringen Effect auf die Krümmungsfähigkeit ausübt.

Der Versuch wurde nach manchen Abänderungen schliesslich so angestellt. In einen $^1/_2$ l Kolben, dessen Hals sehr kurz war, wurde der untere Stengel von *Trad. flum.* so weit eingeführt, dass sich das dritte Gelenk in dem Gefäss befand und der zweite Knoten gerade aus dem Hals hervorsah. Der Abschluss wurde mit Kork und Cacaobutter bewirkt und der Kolben, der übrigens auch etwas Wasser enthielt, unter einer geräumigen Glasglocke horizontal gelegt. Diese konnte mittelst Glycerins fest auf eine abgeschliffene Glasplatte aufgesetzt werden. Wurden nun unter der Glocke Aetherdämpfe erzeugt, so wirkten sie auf die ganze Spitze einschliesslich des eben aus der Cacaobutter herausragenden zweiten Knotens, während der kritische Knoten in einem genügend grossen Quantum feuchter Luft sich befand. Die Versuche dauerten circa 24 Stunden und wurden im Dunkeln bei einer Temperatur von circa 20° angestellt.

1) J. Wortmann, Botan. Zeitung 1884, p. 711.

Unter der Glocke wurden Aetherdämpfe verschiedener Tension durch verschiedenprocentiges Aetherwasser erzeugt. 1 % Aetherwasser hemmte weder die Krümmung des Gelenkes in Luft, noch die der in der Glocke befindlichen Gelenke, 2 % Aetherwasser sistirte die Krümmung des Spitzentheils ebenso wenig wie die des in der Luft befindlichen Gelenkes. Dieses krümmte sich noch ziemlich bedeutend. Die Pflanze blieb im übrigen gesund. Auch 5 % Aetherwasser vermochte weder bei directer noch bei indirecter Wirkung die Krümmungen wesentlich zu hemmen. Ich ging dann sogleich zum Extrem über und applicirte 10 % Aetherwasser. Nach 24 Stunden war der obere Theil des Stengels bis zum zweiten Knoten abgestorben. Trotzdem hatte aber das im Kolben befindliche Gelenk noch eine Krümmung von 30° gemacht.

Durch eine mikroskopische Untersuchung suchte ich festzustellen, wie weit der Aether tödtend gewirkt hatte. Es war überraschend, wie scharf die Grenze zwischen totem und lebendigem Gewebe war. Sie war nämlich ziemlich genau durch die Knotenplatte gegeben. Wie es sich durch Plasmolysiren feststellen liess, waren sämmtliche Zellen unterhalb dieser Gewebeplatte noch lebendig, alle mit gleich zu erwähnenden geringen Ausnahmen oberhalb derselben und sie selber todt. Auch die Achselknospe war abgestorben. Auffallend war es, dass an der Basis des zweiten ätherisirten Internodiums nur die lebendigen Elemente der Gefässbündel eine Strecke weit am Leben geblieben waren, während man doch hätte erwarten sollen, dass das Parenchym, welches mit seinem Intercellularsystem mit der atmosphärischen Luft ausgiebiger in Berührung kommt, dem Aether besser widerstanden hätte.

Die auffallende Widerstandsfähigkeit gegen partielle Aetherisirung hat vielleicht darin ihren Grund, dass die Wirkung des Aethers sich erst so langsam geltend macht, dass die ersten Stadien der Krümmung im dritten Gelenk noch eintreten können. Möglicher Weise vermag eine einmal begonnene Krümmung schwerer gehemmt zu werden. Dass der Aether anfangs vielleicht weniger stark wirkt, zeigt uns das Verhalten des Gipfeltheils bei 5 % Aetherwasser. Er krümmte sich noch, wenn auch nicht sehr intensiv, und bewies dadurch, dass die Lebensvorgänge bis zu einem gewissen Grade ungestört waren.

Ganz kurz möchte ich noch erwähnen, dass es mir nicht gelang, die durch das Abschneiden im Internodium bewirkte Herabstimmung

des Geotropismus im dritten Gelenk durch Aetherwirkung zu verändern. Ich habe allerdings nur den Einfluss von 1 % Aetherwasser geprüft.

d) Kohlensäure.

Versuch 27.

Stengel von *Trad. flum.* wurden ebenso, wie ich es in dem Wasserstoffversuch beschrieben habe, in T-röhren eingeführt (Fig. 3) und einem constanten Strom von Kohlensäure ausgesetzt. Sie wurden wiederum zunächst vertical aufgestellt und erst nach 15 Minuten horizontal gelegt. Die Kohlensäure wurde durch zwei eingeschaltete U-röhren, die mit Bimsstein und einer Lösung von kohlensaurem Natron gefüllt waren, von der Salzsäure befreit.

	1	2	3	4	Durchschnitt
Einwirkungsdauer von CO_2 für 1 u. 2 = 40 Std., für 3 u. 4 = 24 Std.	0°	0°	0°	0°	0°
Nach Unterbrechung des Versuchs in Luft 24 Std. horizontal gelegt .	15°	0°	15°	15°	11,2°

Bei 3 und 4 wurde die nachträgliche Krümmung noch einen Tag länger beobachtet. Sie betrug da 31° resp. 50°. Wie aus diesem Versuch hervorgeht, unterdrückt die partiell auf den Gipfeltheil applicirte Kohlensäure die Krümmung des in Luft befindlichen Gelenkes vollständig. Die Kohlensäure wirkt also bei partieller Anwendung ebenso wie bei totaler; denn wir wissen[1]), dass in Kohlensäureathmosphäre übertragene Pflanzen sich nicht mehr geotropisch krümmen. Das dritte Gelenk verliert jedoch seine Krümmungsfähigkeit nicht definitiv, sondern führt, nachdem der Stengel wieder in Luft übertragen ist, noch ansehnliche Krümmungen aus. Die Kohlensäure wirkt von den drei untersuchten chemischen Stoffen correlativ am intensivsten. Ich kann das Resultat des entsprechenden Kohl'schen Versuches nur bestätigen.

e) Eingipsen.

Da wir einmal eine deutliche Beziehung zwischen wachsthumsfähigen Zonen und der geotropischen Krümmung ermittelt hatten,

1) C. Correns, Ueber die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffes. Flora 1892, p. 135.

lag die Frage nahe, wie eine vollständige Hemmung des Wachsthums im gesammten Gipfeltheil die Krümmung des nächsten, freien Gelenkes stimmend beeinflussen würde. Es schien a priori plausibel, dass diese partielle Wachsthumshemmung ähnliche, innere Verschiebungen verursachen könnte, wie Decapitirung, Aetherisirung etc. Dass locale Hemmung des Wachsthums auch die freien Theile afficiren kann, haben die Versuche Hering's[1]) gelehrt, welcher zeigte, dass Eingipsen des unteren Theiles eines Keimlings die Intensität des Wachsthums im oberen freien Ende erheblich herabsetzt. Dieser Erwartung schien ein Experiment direct zu widersprechen, welches wir mit *Trad. flum.* anstellten. Gipsten wir nämlich den ganzen Gipfeltheil eines horizontal gelegten Stengels bis in die Mitte des zweiten Internodiums ein, so führte das dritte Gelenk trotzdem bedeutende Krümmungen aus (das Nähere darüber werden wir später behandeln). Berücksichtigen wir jedoch wieder, dass jedenfalls eine gewisse Zeit verstreichen muss, bis eine locale Wachsthumshemmung correlativ wirken kann, so erscheint es möglich, dass jenes unerwartete Resultat als Nachwirkungserscheinung des normalen Zustandes aufzufassen ist und erst eine längere vorherige Hemmung des Wachsthums diese Frage zu entscheiden vermag.

Von diesem Gesichtspunkte aus wurde nun folgender Versuch unternommen.

Versuch 28.

Vier kräftige Stecklinge von *Zebr. pend.*[2]) wurden in ihrem ganzen oberen Theile bis in die Mitte des zweiten Internodiums eingegipst, sodass das dritte Gelenk und das letzte Internodium freiblieben. Das Gelenk war noch vollständig krümmungsfähig, wie ich an einigen gleich langen und gleich alten Stecklingen aus demselben Satz feststellte. Das Eingipsen geschah in der Weise, dass der Gipfeltheil durch eine Korkscheibe hindurch in einen mittelst Stativs festgehaltenen Pappcylinder hineingeschoben, und dann der Cylinder mit Gips gefüllt wurde. Die Pflanzen blieben vier Tage lang in dem Verband. Darauf wurden die Stecklinge vorsichtig aus

1) Fr. Hering, Jahrb. f. wiss. Botan. 1896, Bd. XXIX, p. 137; W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. 2, p. 197, 1901.

2) Wegen der Mangelhaftigkeit des Materiales im Winter mussten solche Commelinaceen gewählt werden, die gerade am üppigsten waren. Aus diesem Grunde konnte leider nicht immer mit derselben Species operirt werden.

der Erde herausgenommen und in einem feucht gehaltenen Zinkkasten zwei Tage lang horizontal gelegt. Das Resultat entsprach durchaus den Erwartungen. An drei Stengeln war das freie Gelenk vollständig gerade geblieben, am vierten hatte es sich um 20°, also um einen relativ sehr geringen Betrag, gekrümmt.

Jetzt wurde durch Zerklopfen die Gipshülle vorsichtig entfernt, wobei allerdings leider zwei Stengel verloren gingen. Die beiden übrigen waren abgesehen von einzelnen Beschädigungen frisch, besonders war noch ein intacter Knoten über dem letzten Gelenk vorhanden. Sie wurden wiederum in die Erde gesetzt, um zu sehen, ob nach Wiedereintritt des Wachthums im oberen Theil die Krümmungsfähigkeit des untersten Gelenkes zurückkehren würde. Nach zwei Tagen wurde der Topf mit den zwei Stengeln horizontal gelegt und an dem dritten Gelenk binnen 24 Stunden noch eine Krümmung von 25° bezw. 30° constatirt. Es hatte seine Krümmungsfähigkeit, wenn auch in abgeschwächtem Maasse, wiedergewonnen.

Czapek[1]) untersuchte die Wirkung einer totalen Wachsthumshemmung auf die geotropische Sensibilität von *Faba*-Wurzeln und fand, dass auch ohne Wachsthum der geotropische Reiz percipirt werden kann, dass jedoch bei längerer Dauer der mechanischen Wachsthumshemmung die Sensibilität allmählich abnimmt, sodass drei Tage eingegipste Wurzeln keine Nachkrümmung mehr zeigen. Die Ursache dieser Erscheinung vermag er nicht anzugeben, er glaubt jedoch, dass weder die Empfindlichkeit, noch die Reactionsfähigkeit gestört wurde. Unser Versuch zeigt aufs deutlichste, dass Correlationen nicht von der Existenz eines gewissen Organes abhängen, sondern von seiner Thätigkeit bestimmt werden, dass wir also den Einfluss der Achselknospe unter die functionellen Reize zu rubriciren haben[2]).

f) Verdunkelung.

Durch das Eingipsen wird nicht nur der obere Theil im Wachsthum gehemmt, sondern auch verdunkelt, und es fragt sich, ob nicht etwa die Verdunkelung an sich den oben beschriebenen Effect hat. Leider konnte der auf die Lösung dieser Frage gerichtete

1) F. Czapek, Untersuchungen über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVII, p. 280—81, 1895.

2) W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. II, 1901, p. 202.

Versuch nicht mit *Zebr. pend.* angestellt werden, da diese Pflanze momentan nicht in gutem Zustand zu bekommen war. Es wurde in Folge dessen *Trad. flum.* genommen, unter der Voraussetzung, dass, wie bei den übrigen Thatsachen, so auch hier keine prinzipiell wichtigen Unterschiede zwischen den einzelnen Arten existirten.

Versuch 29.

Drei üppige Stengel von *Trad. flum.* wurden bis in die Mitte des zweiten Internodiums verdunkelt und zwar durch ein übergeschobenes, weites, aussen mit Stanniol bekleidetes Glasrohr. Die Oeffnung unten wurde durch einen festen, dicken Wattebausch geschlossen. Die Stengel befanden sich im Gewächshaus in Erde. Nach vier Tagen wurden sie abgeschnitten und dann zwei Tage lang in horizontaler Lage gehalten. Das dritte Gelenk hatte sich nach dieser Zeit bei *a* um 82°, bei *b* um 65°, bei *c* um 50°, also im Durchschnitt um 66° gekrümmt. Diese Krümmung entspricht ungefähr der normalen, sodass wir für *Trad. flum.* behaupten können, dass viertägige partielle Verdunkelung des Gipfeltheils keine wesentliche Stimmungsänderung des dritten Gelenkes hervorbringt. Wir können also annehmen, das auch bei *Zebrina pendula* dem Verdunkelungsfactor des Eingipsens keine oder jedenfalls nur eine untergeordnete Rolle zukommt.

g) Kälte.

Versuche über die Einwirkung niederer Temperatur auf geotropische Processe sind wiederum nur an ganzen Pflanzen gemacht worden. Czapek[1]) hat an Keimwurzeln von *Lupinus* und *Faba* sowie an Hypokotylen von *Helianthus* constatirt, dass bei einer Temperatur von 0—2° C. jede geotropische Reaction sistirt wird, dass jedoch die Empfindlichkeit, wenn auch abgeschwächt, erhalten bleibt. Wir unternahmen es, nicht den ganzen Stengel einer *Tradescantia* niederer Temperatur auszusetzen, sondern nur den Gipfeltheil inclusive des zweiten Knotens, um auf diese Weise die correlative, stimmende Wirkung der Temperatur rein zum Ausdruck zu bringen.

Versuch 30.

Der Versuch wurde in folgender Weise angestellt. In jede der vier Seitenwände eines Zinkkastens wurde ein Loch ein-

1) Fr. Czapek, Untersuchungen über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Botan., 1895, Bd. XXVII, p. 271 ff.

geschnitten, durch welches der von einem Kork umschlossene Hals eines Erlenmeyer-Kölbchens hindurch geschoben werden konnte. Vier solcher Kölbchen wurden dann in den Löchern so befestigt, dass der Kolben selber in das Zinkgefäss horizontal hineinragte, während der Hals sich ausserhalb befand. Nachdem mittelst Siegellackes ein wasserdichter Verschluss bewirkt war, wurde der Kasten mit Eiswasser, in welchem reichlich Eisstücke enthalten waren, angefüllt und dann in jedes Kölbchen ein Stengel von *Tradescantia fluminensis* mit dem Gipfeltheil so weit eingeführt, dass der mittelst Korkhäften bewirkte Abschluss etwa in die Mitte des zweiten Internodiums zu liegen kam. In ein Kölbchen wurde gleichzeitig ein Thermometer eingeführt, dessen Quecksilberkugel etwa in der Höhe des zweiten Knotens sich befand. Ausserdem wurde an das dritte herausragende Gelenk einer der Versuchspflanzen ein anderes Thermometer dicht angelegt, welches die Temperatur an dieser Stelle angab. Dicht neben dem Zinkkasten wurde ein ebenfalls in einem Erlenmeyerkolben auf dieselbe Weise fixirter Controllstengel aufgestellt. Die Temperatur an dieser Stelle wurde wieder an einem Thermometer abgelesen. Sämmtliche Stengel waren an ihrer Schnittfläche mit Fliesspapier umwickelt, welches sich durch einen herabhängenden Streifen aus einem untergestellten Wassergläschen mit Feuchtigkeit vollsaugen konnte. Während des 43 Stunden dauernden Versuches wurde in angemessenen Zwischenräumen Eis nachgefüllt. Zehn Minuten nach Beginn des Versuches zeigte das Thermometer innen eine Temperatur von $+ 5^0$, aussen eine solche von 15^0 C., nach 30 Minuten sank es innen auf $+ 2^0$ herab. Fortlaufende Messungen während der ganzen Dauer des Versuches ergaben, dass sich die Temperatur innen constant auf $1{,}8-2^0$ erhielt mit Ausnahme einer geringen Zunahme von 3^0, die nach 24 Stunden für kurze Zeit in Folge zu raschen Schmelzens des Eises eintrat. Die Temperatur aussen an dem dritten Gelenk schwankte zwischen $13{,}6^0$ und $15{,}4^0$ C., der Controllstengel befand sich in einer Temperatur von 15^0—16^0 C. Eine halbe Stunde nach Beginn des Versuches war also zwischen dem Gipfeltheil und dem dritten Gelenk eine sich 43 Stunden annähernd constant erhaltende Temperaturdifferenz von $11{,}8^0$—$13{,}4^0$ C. vorhanden. Sehen wir, welche correlative Wirkung die partielle Erkältung des Gipfels auf das geotropische Verhalten des in günstiger Temperatur befindlichen dritten Gelenkes ausübt.

Zeit	1	2	3	4	Controllstengel
19 Stunden	35°	5°	25°	10°	60°
25 Stunden	40°	10°	40°	35°	70°
43 Stunden	65°	25°	55°	65°	70°

Während der ersten 19 Stunden bewirkte also die locale Herabsetzung der Lebensfunctionen des Gipfeltheiles eine solche Störung des Allgemeinzustandes der Pflanze, dass auch das von dem Agens nicht direct betroffene Gelenk nur eine schwache geotropische Reaction zeigte. Merkwürdig ist dann der weitere Verlauf der Krümmung. Bereits nach 25 Stunden ist der Unterschied gegenüber dem Controllexemplar weniger prägnant und nach 43 Stunden haben drei Exemplare eine Krümmung ausgeführt, die man als normal bezeichnen kann. No. 2 möchte ich als einen Ausnahmefall auffassen, da der Stengel nicht ganz gesund aussah. Die plötzliche Ueberführung des Gipfeltheils in niedere Temperatur hatte also zunächst eine shockartige Störung der normalen Innenbeziehungen verursacht. Diese glich sich jedoch allmählich aus, sodass nach dieser Zeit das bei $+ 2^0$ noch mögliche geringe Maass der vitalen Vorgänge im Gipfeltheil gross genug war, um den normalen Fortgang der Krümmung zu erlauben.

Nach Unterbrechung des Versuches wurden die Stengel herausgenommen. Bei zweien erwies sich der in der Kälte gewesene Gipfeltheil als vollkommen gerade, die beiden anderen zeigten in der jüngsten Spitzenregion eine ganz schwache Andeutung einer Krümmung, etwa der gleichend, die sich beim Beginn der geotropischen Aufrichtung eines Stengels zu erkennen giebt. Einer der geraden Gipfeltheile wurde dann horizontal gelegt, um zu prüfen, ob der Stengel noch krümmungsfähig sei. Dies war in der That der Fall; denn nach 15 Stunden war die Spitze durch starke Krümmungen des ersten und zweiten Gelenkes genau vertical aufgerichtet. Die übrigen drei Stengel dienten zur Untersuchung der Frage, ob etwa während der 43 stündigen Exposition eine geotropische Induction eingetreten sei. Zu dem Zweck wurde ein Exemplar aufrecht fixirt und die beiden anderen auf einem Klinostaten in horizontaler Lage um ihre Längsachse gedreht.

Bei keinem der drei Objecte trat während der folgenden 15 Stunden eine Krümmung auf. Dieses Resultat zeigt mir also, dass bei den drei Stengeln während der Dauer des Versuchs keinerlei geotropische Processe im Gipfeltheil vor sich gegangen

sind, jedenfalls nicht solche, die sich hätten durch eine Nachwirkung äussern können. Ich wage wegen der geringen Anzahl der untersuchten Objecte nicht generell zu behaupten, dass bei *Tradescantia* stets bei einer Temperatur von $+ 2^{0}$ jegliche an Nachwirkungen erkennbare geotropischen Vorgänge sistirt sind. Es liegt mir nur daran, es für die Objecte dieses Versuches zu constatiren. Möglicherweise ist die Lageempfindung nicht vollständig gelähmt gewesen, das lässt sich schlecht entscheiden. Jedenfalls sind aber wohl keine vorbereitenden, an ihrer Fortsetzung nur durch das sistirte Wachsthum gehinderten Stadien der Reactionsbewegung eingetreten, denn diese hätten sich nachher auf dem Klinostaten zeigen müssen. Unser Versuch macht also die Annahme wahrscheinlich, dass nicht etwa das Ausbleiben geotropischer Reactionsvorgänge im oberen Gelenk und im Gipfeltheil den Stimmungsfactor für das folgende Gelenk abgiebt, sondern die locale Herabsetzung der gewöhnlichen Lebensprocesse. Unsere sämmtlichen bisherigen Versuche haben also das übereinstimmende Ergebniss, dass eine local bewirkte Störung des normalen Zustandes junger, wachsthumsfähiger Zonen in entfernter liegenden Theilen die geotropische Krümmung hemmt.

F. Präcisirung der Leitungsbahnen.

Die übereinstimmend festgestellte Thatsache, dass zwischen der embryonalen Zone eines höheren Knotens und der Krümmung des folgenden Gelenkes Beziehungen bestehen, dass also die Fortleitung eines Einflusses von einem Knoten zum nächst folgenden stattfinden muss, veranlasste eine Untersuchung der Bahnen, auf denen sich obige Beziehungen herstellen. Dass diese Bahnen nicht nothwendig besondere der Transmission local percipirter Reize dienende, nervöse Elemente zu sein brauchen, wie sie Němec[1]) auf Grund der Kohl'schen Ansichten für unsere Objecte annimmt, hat sich schon aus der Thatsache ergeben, dass geotropische Reizung in einem oberen Knoten gar nicht nöthig für das folgende Gelenk ist (Versuch 3 ff). Unsere Vorstellungen über die Beziehungen zwischen den Knoten weisen uns vielmehr darauf hin, dass es sich um Corre-

1) B. Němec, Die Reizleitung und die reizleitenden Structuren bei den Pflanzen. Jena 1901, p. 1.

lationsbahnen handelt, wie sie überall die Lebensprocesse in der Pflanze zu einem einheitlichen Ganzen verbinden.

Zunächst zeigte uns Versuch 9, dass zwei in verschiedener Höhe an gegenüberstehenden Flanken angebrachte Schnitte, die etwas über die Mittellinie hinausgehen, die Beziehungen zwischen zwei Knoten ebenso zerstören, wie ein ganzer Querschnitt durch das Internodium. Wir dürfen daraus schliessen, dass die Fortleitung der Reize auf geraden Bahnen erfolgt und sich nicht etwa im Bogen um die beiden Schnitte herumbewegen kann.

Bei der Entscheidung der Frage, welches von den Geweben im Internodium die Fortleitung der Reize übernimmt, kamen zunächst zwei Gewebegruppen in Betracht, nämlich der äussere Gewebecylinder, der sich aus Epidermis, Collenchym, grünem Rindenparenchym und dem äussersten Gefässbündelkreise zusammensetzt, und das saftige, von zahlreichen, zerstreuten Gefässbündeln durchsetzte Mark. Es wurde nun das Experiment in der Weise angestellt, dass einer Gruppe von Stengeln durch einen Ringelschnitt im zweiten Internodium der äussere Gewebecylinder durchschnitten wurde, sodass das Mark intact blieb, bei einer zweiten Gruppe hingegen das letztere vollständig bis dicht an den äusseren Gefässbündelring durchtrennt wurde. Dies konnte natürlich nur so geschehen, dass ein schmales Messerchen eingeführt und von innen her das Gewebe vorsichtig durchschnitten wurde. Dabei war es natürlich unvermeidlich, dass auch ein kleiner Theil des peripheren Gewebes durchschnitten wurde.

Versuch 30.

An je drei Stengeln von *Trad. flum.* wurde in der oben angegebenen Weise einmal die Continuität der äusseren Gewebeschichten durch einen Ringelschnitt unterbrochen, das andere Mal das Mark durchschnitten. Die Operation geschah im zweiten Internodium. Die Krümmung des folgenden Gelenkes betrug nach vier Tagen im ersten Falle durchschnittlich 60°, im zweiten 53°. Sie ist also in beiden Fällen gleich gross und bleibt auch hinter der normalen Krümmung nicht viel zurück.

Bei diesem Versuche waren die Gefässbündel die einzigen Gewebe, welche bei beiden Operationen wenigstens theilweise erhalten blieben. Denn der erste Schnitt durchtrennte alle äusseren Elemente und liess nur Markparenchym und Gefässbündel unverletzt, der zweite durchtrennte das Mark und liess die peripheren Elemente

und wiederum den äusseren Ring der Gefässbündel intact. Da nun der Ausfall des Experimentes lehrt, dass der Krümmungseffect normal und der gleiche ist, kann weder das Markparenchym, noch das periphere Gewebe allein die Leitung bewirken. Sie muss vielmehr, falls man nicht eine ganz diffuse Leitung annehmen will, den Gefässbündeln obliegen; denn sie waren das einzige Gewebe, dessen Continuität durch beide Schnitte nicht vollständig zu unterbrechen war. Damit stimmt auch der Versuch 11 überein, in welchem die Flankenschnitte zwar die gerade verlaufenden Gefässbündel vollständig durchtrennt hatten, aber die Continuität des Markparenchyms erhielten. Dieser Versuch für sich ist allerdings noch nicht entscheidend dafür, dass das Mark nicht leiten kann, da sich der Einwand erheben liesse, dass das Mark vielleicht nur in gerader Richtung die Reize zu transmittiren vermöchte. Ueberlegungen, auf die wir am Schluss einzugehen gedenken, lassen es ganz plausibel erscheinen, dass gerade die Stoffleitungsbahnen der Schauplatz der Wechselwirkungen zwischen dem embryonalen Gewebe des Knotens und dem folgenden Gelenk sind. Ferner geht auch hieraus schon hervor, dass es sich hier um die Leitung ganz anderer Reize handelt, als sie sich in Wurzeln und Gramineenkeimlingen bei geotropischer resp. heliotropischer Reizung oder in den Narben von *Mimulus luteus* bei Stossreizung fortpflanzen; denn Czapek[1]), Rothert[2]) und Pfeffer[3]) haben übereinstimmend festgestellt, dass bei diesen Vorgängen die Gefässbündel nicht betheiligt sind.

Die Correlation zwischen dem Achselvegetationspunkt und dem geotropischen Verhalten des folgenden Gelenkes veranlasste schliesslich noch die Frage, ob die Durchschneidung der Gefässbündel an der Achselsprossflanke fataler ist, als an der gegenüberliegenden. Aus meinen öfter wiederholten Versuchen ergab sich jedoch, dass keine Flanke bevorzugt ist, sondern die Leitung allseitig verläuft.

IV. Discussion der Thatsachen.

Es ist eine selbstverständliche Forderung, dass die typische Reactionsweise der Pflanzen auf gewisse Reize (Licht, Schwer-

1) Czapek, Weitere Beiträge zur Kenntniss der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXII, 1898, p. 255.

2) W. Rothert, Ueber Heliotropismus. Cohn's Beiträge, Bd. 7, 1896, p. 64 ff.

3) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. II, 1901, p. 230 ff.

kraft etc.) in hohem Maasse von dem Allgemeinzustand der Pflanze abhängt. Ein Vorgang verläuft in der gewohnten, normalen Weise nur unter der Voraussetzung eines normalen Bedingungscomplexes. So bewirken Veränderungen der allgemeinsten Lebensbedingungen naturgemäss Abweichungen in der Reaction auf Reize. Hohe und niedrige Temperaturen, verschiedene Sauerstoffpressungen, Gifte, Narkotica modificiren mit dem Gesammtzustand des Objectes auch seine Neigung, auf Reize zu antworten, wobei wir zunächst ganz ausser Acht lassen, welche Glieder der Reizkette etwa beeinflusst werden, vielmehr den Reizvorgang als Ganzes nehmen.

Ausser diesen allgemeinsten Bedingungen können jedoch auch geringere, auf innere oder äussere Ursachen zurückzuführende, locale Verschiebungen bedeutungsvolle Wirkung haben. Der Verlauf der aus vielen Theilprocessen bestehenden Reizkette in dem complicirten Innengetriebe eines Organismus bringt es mit sich, dass eine Veränderung der Constellationen an irgend einem Punkt correlativ den Effect des Reizvorganges variiren kann, sodass er nach Intensität oder Qualität verschieden erfolgt. Ausser den eigentlichen, auslösenden Ursachen, den primären Reizen, ist mithin für den Verlauf eines Reizvorganges noch ein Complex von stimmenden oder secundären Reizen von Bedeutung, welche jenen specifischen Bedingungscomplex herstellen, den man als Stimmung bezeichnen kann, und der objectiv in einer specifischen Anordnung des lebendigen Systems, in einem bestimmten Gleichgewichtszustand besteht [1]).

Die grösste Empfindlichkeit erreicht die Stimmung in bewussten Individuen, bei denen mannigfach abgetönte Lust- und Unlustgefühle, deren physiologische Parallelvorgänge aufzufinden meist gar nicht gelingt, den Verlauf eines Willensaktes wesentlich beeinflussen. Im Princip ist jedoch der Vorgang bei den Pflanzen derselbe, insofern als auch hier die Reaction auf Reize von dem Allgemeinzustand abhängig ist.

Der Ausdruck „Stimmung“ ist ein psychologischer und als solcher streng genommen ungeeignet zur Charakterisirung objectiver Vorgänge. Beginnt man ja sogar auch für die Psychologie eine

1) W. Pfeffer, Die Reizbarkeit der Pflanzen. Verhandl. d. Ges. d. Naturf. u. Aerzte 1893, p. 22, Anm. 1; Pflanzenphysiologie, 1. Aufl. (1881), Bd. II, p. 366 ff.; 2. Aufl., Bd. I (1897), p. 16 ff.; 2. Aufl., Bd. II (1901), p. 85, p. 77. — F. Czapek, Weitere Beiträge zur Kenntniss der geotrop. Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXII, p. 195, 1898.

objective, physiologische Nomenclatur zu fordern. Wir gebrauchen den Begriff jedoch mit dem ausdrücklichen Hinweis, dass ihm, wie in der Psychologie, reale Vorgänge entsprechen, dass sich mithin nichts Mystisches hinter dem Begriff versteckt.

Wollen wir einen physiologischen Ausdruck für Stimmung nehmen, so empfiehlt es sich, das Wort „Tonus“ zu wählen, welches in einigen speciellen Anwendungen in der medicinischen, thierischen und botanischen Physiologie bereits im Gebrauch ist. Als Tonus bezeichnen wir also den specifischen Erregungszustand einer Pflanze, ihre „Spannung“, d. h. den bestimmten durch äussere und innere Reize bedingten Gleichgewichtszustand, der in jedem Zeitmoment die Reactionsweise der Pflanze einem gerade studirten primären Reiz gegenüber bestimmt. Alle die secundären oder indirecten Reize, die den Tonus der Pflanze beeinflussen, bezeichnen wir als tonische Reize. Sämmtliche während der Einwirkung eines besonders hervorgehobenen Reizes gleichzeitig auf ein Object wirkende Reize sind in Bezug auf den ersten tonische Reize oder können es wenigstens sein. Je nachdem sie eine Steigerung, Schwächung oder Umkehrung (im Falle eines polarisirten Reizprocesses) des primären Reactionsvorganges verursachen, könnte man sie als anatonische, katatonische oder metatonische Reize bezeichnen und dementsprechend den von ihnen betroffenen Vorgang als ana-, kata-, metatonisch beeinflusst.

Befindet sich eine Pflanze unter normalen Bedingungen, so ist ihre Stimmung, auf Reize zu reagiren, ebenfalls normal. Aendert sich jedoch durch innere oder äussere Anlässe dieser typische Gleichgewichtszustand, so erfährt sie einen Wechsel der Stimmung dergestalt, dass die Reaction stärker oder schwächer, resp. ganz unterdrückt wird, oder aber ihr Vorzeichen ändert. Natürlich ist nicht gesagt, dass jede partielle Störung die Stimmung beeinflusst oder dass ein- und dieselbe Gleichgewichtsverschiebung alle Reizvorgänge modificire. Insofern als die Reizstimmung oder, objectiv ausgedrückt, der specifische Bedingungscomplex, der Tonus, in dem Verhältniss der Wechselbeziehung zu irgend welchen, gerade betrachteten Reizvorgängen steht, sind alle die mit Stimmungsänderung verbundenen Erscheinungen in das allgemeine Gebiet der Correlationen zu rechnen. Auch als Regulationen gelingt es sie vielfach aufzufassen, und zwar dann, wenn die durch Stimmungsänderung modificirte Reaction irgendwie vom Standpunkte der Pflanze aus nützlich erscheint. Regulationen sind eben teleologisch beurtheilte Correlationen.

Die Seitenzweige einer Conifere reagiren auf den Schwerkraftsreiz durch Einnehmen einer bestimmten Richtung zur Senkrechten. Stört man das Gleichgewicht des Baumes durch Abschneiden des Gipfels, so richtet sich einer der Seitenzweige des obersten Quirles auf und wird orthotrop. Dies ist ein correlativer Vorgang insofern, als, rein thatsächlich ausgedrückt, eine bestimmte Veränderung an einem Punkte eine solche an einem anderen Punkte zur Folge hat. Er lässt sich jedoch auch als Stimmungsvorgang auffassen. Derjenige, auf dem Gleichgewichtszustand des ganzen Systems beruhende Bedingungscomplex (Tonus), unter dessen Voraussetzung der Seitenast eine bestimmte Richtung annimmt, wird durch die Störung des Gleichgewichts an einem Punkte so verändert, dass er auf die geotropischen Eigenschaften eines Seitenastes umstimmend einwirkt. Versetzt man sich schliesslich in die Lage des Baumes und überlegt sich, dass der sich aufrichtende Seitenzweig den fehlenden Gipfel ersetzen und damit den für das Leben der Pflanze zweckmässigen, vorherigen Zustand wiederherstellen „soll“, so „beurtheilt“ man die Correlation als regulatorischen Vorgang[1]).

Beispiele für Stimmungsänderungen lassen sich viele aufführen. Eigentlich sind sie bei sämmtlichen Lebensvorgängen im Spiele, wenngleich dies nicht immer speciell gewürdigt worden ist. Wir wollen also nur einige besonders markante Beispiele herausgreifen. Zunächst gehören hierher alle die individuellen Besonderheiten, die zum Verdruss des Experimentators einzelne Objecte abnorm reagiren lassen, ohne dass es gelänge, irgend eine Ursache dafür aufzufinden. Dann sind Stimmungserscheinungen im allgemeinsten Sinne alle die Thatsachen der Beeinflussung von Reizvorgängen durch äussere Agentien. Von neueren Arbeiten sei hier z. B. die von Josing[2]) erwähnt. Nach ihm verhält sich die Plasmaströmung unter gewöhnlichen Bedingungen indifferent gegen hell und dunkel;

1) Man kann diese doppelte Betrachtungsweise, die objectiv-causale und die subjectiv-finale bei allen Lebenserscheinungen für sich anwenden, wobei es auf den Standpunkt ankommt, welcher man eine grössere Berechtigung einräumen will. Schwer zu rechtfertigen möchte es hingegen sein, Causal- und Finalprincipien durcheinander bei Aufklärung desselben Vorganges zu benutzen, indem man annimmt, dass die Finalität mit dem Kausalmechanismus in Wechselwirkung tritt. Man wird kaum darum hinwegkommen, beide als parallele, durch die Formen unserer Erkenntniss gegebene Betrachtungsweisen anzuerkennen.

2) E. Josing, Ueber den Einfluss der Aussenbedingungen auf die Abhängigkeit der Protoplasmaströmung vom Licht. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVI, p. 19 des Separatabdruckes.

wirken jedoch gleichzeitig Aether oder Chloroform ein, so wird die obige fixe Beziehung zum Beleuchtungswechsel insofern umgestimmt, als jetzt die Plasmaströmung im Dunkeln zum Stillstand kommt.

Stahl[1]) hat uns mit der Thatsache bekannt gemacht, dass der geotropische Grenzwinkel von Seitenwurzeln sich bei Beleuchtung und Temperaturwechsel ändert. Hier bewirkt also das Licht und die Temperatur die Reizstimmung dieser Organe gegenüber der Schwerkraft. Die phototaktischen Schwärmer erfahren durch Steigerung der Temperatur eine Vergrösserung der Lichtstimmung[2]).

Gross ist auch die Anzahl der Beispiele, welche eine Aenderung der Disposition gegenüber Reizen im Laufe der Entwickelung erkennen lassen. In diesen Fällen wirken innere, durch die Entwicklung gegebene Verschiebungen correlativ auf bestimmte Reizvorgänge ein. So sind beispielsweise die jüngsten Sprosstheile des Epheus und der Kapuzinerkresse positiv, ältere Theile hingegen negativ heliotropisch[3]).

Besonders instructiv sind die Reizerscheinungen sich entwickelnder Blüthen und Früchte, bei denen ebenfalls nach Maassgabe der durch die Entwicklung bedingten, inneren Veränderungen die Reaction auf Licht und Schwerkraft modificirt wird. Das bekannteste Beispiel sind die Blüthenstiele von *Linaria cymbalaria*, welche vor der Bestäubung der Blüthen positiv, nachher negativ heliotropisch sind[4]).

C. Darwin[5]) und H. Vöchting[6]) haben in grösserem Umfange das Verhalten der Blüthenstiele sich entwickelnder Blüthen untersucht. Beispielsweise erfahren die Blüthen von *Trifolium subterraneum* und *Arachis hypogaea*, wenn sie die reifende Frucht in die Erde senken, eine Umstimmung. Besonders interessant ist die von Vöchting studirte Thatsache, dass der obere Theil des

1) Stahl, Einfluss des Lichtes auf den Geotropismus. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. 2, p. 383, 1884.

2) E. Strasburger, Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. 1878, p. 56.

3) J. Sachs, Ueber orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile. Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, Bd. II, 1879, p. 271 u. 266; W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, I. Aufl., 1881, Bd. II, p. 302 u. 303.

4) Hofmeister, Pflanzenzelle, 1867, p. 292.

5) C. Darwin, The power of movement in plants, London 1880.

6) H. Vöchting, Die Bewegungen der Blüthen und Früchte. Bonn 1882; hier auch die Literatur.

Blüthenstiels von *Papaver*, solange die Knospe noch nicht aufgeblüht ist, positiv geotropisch ist, sobald jedoch die Blüthe sich entfaltet, sich negativ geotropisch aufrichtet[1]). Das Herabhängen ist in sofern abhängig von der Existenz der Knospe, als sich der Stiel sofort aufrichtet, wenn die Knospe entfernt wird, und zwar wirkt das Gewicht der Knospe bei diesem Process nicht mit. Bemerkenswerth ist, dass sich diese Thatsachen für Vöchting zu einem ganz ähnlichen Problem zuspitzen, wie dasjenige, mit welchem wir uns in unserer Untersuchung beschäftigen. Er postulirt nämlich ebenfalls gewisse Einflüsse, welche von der Knospe aus die geotropischen Eigenschaften des benachbarten Stengelstückes bestimmen, und formulirt schliesslich, indem er den correlativ wichtigen Theil in der Blüthenknospe zu präcisiren versucht, eine ganz analoge Frage, wie wir sie bei der Bestimmung desjenigen Gewebes in einer Knotenpartie aufwarfen, welches den Geotropismus des unteren benachbarten Stengeltheils, nämlich des Gelenkes, stimmend beeinflusst. Auch er findet einen Theil der Knospe, welcher in sehr enger Beziehung zu dem geotropischen Verhalten des Stieles steht, nämlich den Fruchtknoten[2]). Dass es übrigens gerade der Fruchtknoten ist, welcher eine correlativ so bedeutende Wirkung ausübt, stimmt in sofern mit unseren Ergebnissen überein, als der Fruchtknoten mit seinen zahlreichen, sich entwickelnden Samenanlagen auch hier die Hauptmasse der embryonalen Substanz enthält, hinter der die schon entwickelten Pollenkörner der Antheren an Bedeutung zurückstehen. Ausserdem befinden sich diese mit der Pflanze schon in gar keinem Connex mehr, während die Samenknospen des Fruchtknotens in sehr engen Beziehungen zu ihr stehen. In sehr treffender Weise discutirt er diese Thatsache am Schluss, indem er sagt, dass zwischen Stiel und Blüthe ein eigenthümlicher innerer Zusammenhang bestände. „Eine äussere Kraft wie die der Schwerkraft wirkt auf den Complex, auf das System beider Gebilde ganz anders als auf den der Knospe oder der Frucht beraubten Stiel. Im isolirten Zustande besitzt der letztere andere Eigenschaften als im System. Es erscheint daher durchaus unstatthaft, von dem Verhalten eines Organes im isolirten Zustande Schlüsse auf seine Rolle im System zu ziehen[3]).“ — Er giebt mit diesen Worten in ganz klarer Weise die Richtung an, in welcher die Erklärung der von uns studirten

1) l. c., p. 92 ff.

2) l. c., p. 107 ff.

3) l. c., p. 195.

Thatsachen zu suchen ist. Wir müssen auf diese Auseinandersetzungen Vöchting's später noch einmal zurückkommen, wenn wir uns mit der Anwendung der gewonnenen Anschauungen auf das Perceptionsproblem befassen.

Schliesslich seien noch als Beispiele für Stimmungsänderungen auf Grund innerer Entwicklungsvorgänge die Schwärmsporen von *Saprolegnia,* welche in ihrem ersten Stadium chemischen Reizen gegenüber indifferent sind, im zweiten Stadium jedoch proschemotactisch werden[1]), sowie auf zoologischem Gebiete die Sertularellastolonen angeführt, welche vor Erzeugung der Seitencysten positiv, nachher negativ heliotropisch reagiren[2]). Die von Noll[3]) für seine Theorie der heterogenen Induction verwertheten Erscheinungen gehören ebenfalls in die Kategorie der Stimmungserscheinungen, wobei wir ganz unerörtert lassen wollen, ob es sich hier um eine wirkliche complexe Induction oder nur um eine Resultantenwirkung handelt[4]).

Bei den Stimmungserscheinungen im allgemeinsten Sinne, bei denen auf die ganze Pflanze einwirkende Veränderungen der Umgebung die Reaction auf Reize abstimmen, wird, möglicherweise wenigstens, der Schauplatz des Reizvorganges selber direct mit beeinflusst, sodass das Correlative der Erscheinung weniger deutlich hervortritt. Bei den Thatsachen jedoch, die uns unsere Versuche kennen lehrten, und die wir ebenfalls in das Gebiet der Stimmungserscheinungen zu rechnen haben, finden die als Stimmungsfactoren thätigen Einflüsse räumlich getrennt von dem Schauplatz des Reizvorganges selber statt. Hier wirken die secundären, tonischen Reize indirect; ihre Sonderung von der Hauptreizkette ist eine ganz reinliche.

Denn es hatte sich zunächst aus den Biegungsversuchen (Versuch 3—5) ergeben, dass jedes Gelenk für sich geotropisch empfindlich und reactionsfähig ist, dass also die Glieder der Reizkette alle in demselben Gelenk gelegen sind. Wir dürfen deswegen annehmen, dass unsere verschiedenen partiellen Einwirkungen auf

1) Stange, Ueber chemotactische Reizbewegungen. Botan. Ztg. 1884, p. 124; W. Rothert, Beobachtungen und Betrachtungen über tactische Reizerscheinungen. Flora, Bd. 88, 1901, p. 375.

2) H. Driesch, Heliotropismus bei Hydroïdpolypen. Zool. Jahrb., Abth. f. Syst. 5, 1890.

3) F. Noll, Ueber heterogene Induction. Leipzig, 1892.

4) W. Pfeffer, Die Reizbarkeit der Pflanzen. Verhandl. d. Gesellsch. d. Naturf. u. Aerzte, 1893, p. 22, Anm. 1.

über einem Gelenk gelegene Stengelpartien nur indirect den primären geotropischen Reizvorgang durch Verschiebungen der Bedingungsconstellationen alteriren. Die erste Beeinflussung geschah durch Entfernung des Gipfels, es wurde das zweite Internodium durchschnitten. Die Krümmungsfähigkeit des folgenden Gelenkes wurde dadurch bei *Trad. flum.* nahezu vollständig sistirt (Versuch 1 und 2). Dasselbe Experiment mit *Zebr. pend.* und *Trad. virgin.* lehrte jedoch, dass es sich bei *Trad. flum.* nur um den extremen Fall einer allgemein bei diesen Pflanzen eintretenden Krümmungshemmung handelt. Sie war relativ am geringsten bei *Trad. virgin.*, weniger stark bei *Zebr. pend.* (siehe sub Versuch 2) und am grössten eben bei *Trad. flum.* Wie die Versuche 9 u. f. sowie andere spätere zeigen, dürfen wir diese Hemmung nicht einfach der directen Wirkung der Wunde zuschreiben, vielmehr muss die Zerstörung des Gewebezusammenhanges zwischen den beiden Knoten den Hemmungseffect hervorbringen. Die Versuche 14 und 1 ergaben, dass weder das obere Gelenk noch die Internodialspitze der Ausgangspunkt der katatonischen Reizwirkungen ist, sondern das zwischen ihnen gelegene Knotengewebe. Versuch 16 zeigte, dass das mit dieser Region verbundene Blatt ebenfalls correlativ wirksam ist. Versuch 15 wies nach, dass die embryonalen Zonen der Knotenplatte von Bedeutung sind, und schliesslich ergaben die Resultate der Versuche 19—23, dass in erster Linie die Achselknospe in engerer correlativer Beziehung zum Krümmungsprocess des folgenden Gelenkes steht. Die letzten Versuche, in denen der Gipfeltheil bis zu dem über dem kritischen Gelenk befindlichen Knoten inclusive unter andere Bedingungen versetzt wurde, thaten eine Hemmung der Krümmungsfähigkeit dar, die bei den einzelnen angewandten Agentien verschieden intensiv ausfiel. Der Eingipsungsversuch bewies, dass nicht bloss die normale Existenz des oberen Knotens nöthig ist, sondern auch seine Function. Der Versuch mit niederer Temperatur liess nur im Anfang einen katatonischen Einfluss auf die Krümmungsfähigkeit erkennen. Diese stellte sich dann allmählich bis zur normalen Intensität wieder her. Das Licht wirkte correlativ gar nicht. In allen diesen Fällen sind es in erster Linie die embryonalen Gewebe, deren durch die Agentien herbeigeführte Störung die tonische Wirkung ausübt.

Erörtern wir nunmehr, welcher Art die correlative Beziehung sein könnte, so müssen wir zunächst auf Grund unseres Biegungsversuches die Annahme von der Hand weisen, dass hier die Be-

ziehung von Perception und Reaction vorliegt. Vielmehr geben uns zwei Thatsachen einen Hinweis darauf, dass es sich hier um andere Correlationen handelt. Zunächst hatten wir selber constatirt, dass die Correlation zwischen Embryonalzone und Gelenk an die Continuität der Leitungsbahnen gebunden ist; und zweitens ist es eine bekannte und auch an unseren Objecten constatirbare Erscheinung, dass Internodialstummel ebenso wie der Lamina beraubte Blattstiele mit der Zeit absterben und abgestossen werden[1]). Beispielsweise konnten wir beobachten, dass an Freilandpflanzen von *Tradescantia virginica* etwa im Laufe einiger Wochen ein Internodialstumpf vollkommen ausgesogen und eingetrocknet war und sich von dem nächsten Knoten, dessen Achselknospe in der üblichen Weise kräftig ausgetrieben hatte, glatt ablösen liess. Dasselbe zeigten auch die durch den schrägen Schnitt der Achselknospe beraubten Stengel. Der Rest der embryonalen Zone, der zur Bildung eines neuen Seitensprosses unfähig ist, hatte das allmähliche Absterben des Internodiums nicht verhindern können. Dieses war jedoch erhalten geblieben bei denjenigen Stengeln, an denen der schräge Schnitt die Achselknospe gelassen hatte.

In einem Stengel von *Tradescantia* wirkt die wachsende Spitze als kräftiges Attractionscentrum für die Baustoffe, welche ihr aus der Pflanze durch die Leitungsbahnen zugeführt werden. Schneidet man die Spitze etwa über dem zweiten Knoten ab (Fig. 1, Schnitt *c*), so wird die vorher inactivirte Achselknospe activ, wächst aus und ersetzt so den fehlenden Gipfel. Ist jedoch der Schnitt im folgenden Internodium geführt worden (Fig. 1, Schnitt *a*), so wirkt jetzt der folgende Vegetationspunkt attractiv auf die Stoffleitung ein, während der Internodialstumpf als gänzlich unbrauchbares Anhängsel ausrangirt wird. Da gar keine wachsende Zone mehr in ihm vorhanden ist, wird nicht nur sozusagen der Stoffstrom an ihm vorbeigelenkt, sondern er wird auch ausserdem noch ausgesogen von dem stärkeren Attractionspunkt. Diese tiefgreifende Verschiebung der Stoffleitungsvorgänge ist es, der wir den tonischen Einfluss auf die geotropische Reaction zuschreiben möchten. Es ist überraschend, wie schnell *Trad. flum.* auf Durchschneidung des Internodiums durch fast totale Unterdrückung der geotropischen Aufrichtung des folgenden Gelenkes antwortet. Selbstverständlich ist äusserlich noch gar keine Spur jenes Abstossungsprocesses während der Dauer

1) Vergl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd, 2, 1901, p. 203.

unserer Versuche zu sehen. Die Internodialstümpfe sind, wenn man für reichliche Feuchtigkeit sorgt, frisch und turgescent.

Ebenso wie gänzliche Entfernung eines Knotens muss auch die Durchschneidung der Stoffleitungsbahnen wirken, denn sie führt ebenfalls zu einer Ausschaltung der oberen Vegetationszone vom Stoffstrom, sodass sich dieser bald ausschliesslich nach der nächstunteren Achselknospe richtet. Gerade der Ausfall unseres Flankenschnittversuches unterstützt diese Auffassung.

Schliesslich üben äussere Bedingungen, welche die oberen Vegetationszonen inactiviren, einen indirect activirenden Einfluss auf die nächstuntere aus und bewirken so durch Verschiebungen der Stoffleitungsbeziehungen einen katatonischen Effect auf das kritische Gelenk. Wird die Lebensthätigkeit der oberen embryonalen Gewebe durch Sauerstoffentziehung, Kohlensäure, Aether, Temperaturerniedrigung oder mechanische Hemmung ganz oder theilweise aufgehoben, so wird auch die Krümmung des nächsten Gelenkes mehr oder weniger unterdrückt.

Diese auf Wachsthumscorrelationen[1]) beruhende Beeinflussung der Krümmung erscheint uns gleichzeitig als regulatorischer Vorgang vom Standpunkt des Gesetzes der Sparsamkeit in der Natur. Es dünkt uns sehr plausibel, wenn ein überflüssiges Glied des Stengels nicht aufgerichtet und auf die Weise die nicht unbedeutende Menge Energie gespart wird.

Ob diese Energie allerdings nur gespart wird oder nicht etwa überhaupt fehlt, mit anderen Worten, ob die Perception oder die Reaction beeinflusst werden, ist eine neue Frage. Sie lässt sich exact kaum beantworten, da wir über die Art der Perception und Reaction, über den Modus ihrer zeitlichen und localen Verknüpfung bei Sprossorganen nichts Sicheres wissen. Wir können schlechterdings nicht entscheiden, ob überhaupt irgend eine Störung ausschliesslich auf die Perception oder die Reaction wirkt. Wir müssen uns also mit folgendem, das rein Thatsächliche unserer Resultate wiedergebenden Satze begnügen. Die Durchtrennung der Leitungsbahnen zwischen einer Embryonalzone und dem folgenden Gelenk in den Stengeln der untersuchten Commelinaceen oder die Herabsetzung der Lebensthätigkeit in einer oberen Vegetationszone wirkt katatonisch auf die Krümmung des nächsten Gelenkes ein.

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. 2, 1901, p. 196 ff.

V. Die Perception des geotropischen Reizes.

Der geotropische Reiz wird, wie wir sahen, als solcher nicht von höheren zu tieferen Theilen geleitet, und zwar auch dann nicht, wenn nur die oberen Theile geotropisch inducirt sind. Jeder Knoten vermag für sich den geotropischen Reiz zu percipiren, ist also verhältnissmässig selbständig. Wir wollen in diesem Schlusskapitel noch untersuchen, ob dies in der That in vollem Umfange richtig ist, oder ob nicht vielleicht eine von der Spitze ausgehende Regulirung der geotropischen Processe angenommen werden muss, und wie dieselbe, vorausgesetzt dass sie wirklich existirt, aufzufassen ist.

Es existiren nämlich verschiedene Thatsachen, die auf die Vermuthung führen können, dass das Maass der Krümmung in irgend einem Theile abhängig ist von einem Einfluss, der von oben her ausgeübt wird. Wir würden auf diese Weise doch zu einem basipetalen Reize zurückkommen.

Zunächst ist es auffallend, dass die geotropische Aufrichtung des Gipfels oft von mehr als einem Gelenk geleistet wird, deren Krümmungen dauernd bleiben. Jedes krümmt sich nur soviel, um im Zusammenhange mit den übrigen die verticale Einstellung der Spitze zu bewirken. Die Gleichgewichtslage der Gelenke ist also nicht die von der Spitze unabhängige senkrechte, sondern eine andere. Zweitens werden durch Hemmung oder Ausschaltung einzelner geotropischer Theilprocesse die übrigen zur Erreichung desselben Zieles stärker in Anspruch genommen und zeigen selbstregulatorisch bedeutendere Reaction als gewöhnlich. Wird beispielsweise ein Stengel von *Tradescantia* im zweiten Internodium fixirt, wird also die Krümmung des letzten freien Gelenkes aus dem ganzen Processe ausgeschaltet, so leistet jetzt das normal sich schwächer krümmende zweite Gelenk durch eine rechtwinklige Biegung die gesammte Aufrichtungsarbeit. Diese beiden Thatsachen rechtfertigen allerdings den Schluss noch nicht, dass eine Regulirung der einzelnen Krümmungswerthe durch die Spitze nach Maassgabe besonderer Umstände stattfindet. Im ersten Falle wäre es möglich, dass die Reactionsfähigkeit der tieferen Gelenke nur beschränkt ist und sie aus diesem Grunde ihre normale Gleichgewichtslage nicht erreichen können. Im zweiten Falle könnte die Sachlage die sein, dass in der That jedes noch wachthumsfähige Gelenk die senkrechte Lage anzunehmen strebt, dass jedoch beim normalen

Aufrichtungsprocess die jüngeren Gelenke durch die älteren, energischer reagirenden so rasch in die Ruhelage gebracht werden, dass sie keine erheblichen Krümmungen auszuführen brauchen. Ihr Streben nach der verticalen Lage würde dann rein zum Ausdruck kommen, wenn sie sich unabhängig von den tieferen Gelenken krümmen müssen. Die Frage spitzt sich darauf zu, ob die geotropische Gleichgewichtslage für jedes reactionsfähige Gelenk wirklich die senkrechte ist oder ob sie nach Maassgabe besonderer Umstände verändert werden kann.

Dass dies thatsächlich der Fall ist, zeigte mir die eigenthümliche Erscheinung der Ueberkrümmung frei beweglicher basaler Internodien. Wird beispielsweise, wie oben, ein aus drei Internodien bestehender Stengel im zweiten fixirt, so krümmt sich das letzte, freie in relativ kurzer Zeit erheblich über die Verticale, ohne dass die Krümmung zurückgeht. Diese Ueberkrümmung tritt immer in gleicher Stärke ein, einerlei, ob etwa der ganze Gipfeltheil an der Aufrichtung gehindert wird oder nicht, ja sie findet sogar, wie Versuch 3 und 4 zeigten, auch dann statt, wenn sämmtliche Vegetationspunkte oberhalb des Gelenkes in verticaler Lage sind. Sie wird also nicht nach Analogie der später noch zu berührenden F. Darwinschen Versuche auf eine fortwährende Zuleitung geotropischer Reize von einem zwangsweise constant inducirten Gipfeltheile zurückzuführen sein, was auch schon deswegen unwahrscheinlich ist, als bei horizontalem Gipfeltheil und verticalem letzten Gelenk (Versuch 6) keine Leitung des Reizes constatirt werden konnte. Die experimentelle Unterlage für diese Ansicht gab mir ein Versuch, in welchem ich je vier Stengel von *Trad. flum.* einmal im zweiten Internodium fixirte, das andere Mal den ganzen Gipfeltheil fortdauernd horizontal hielt. Die Krümmungen der dritten Gelenke verliefen in beiden Fällen gleich rasch und intensiv, sodass nach Verlauf von vier Tagen in beiden Gruppen bei allen Stengeln Ueberkrümmung eingetreten war.

Diese betrug bei mehreren 135°. Dass diese Ueberkrümmung, die ja auch bei normalen geotropischen Processen, wenn auch schwächer, vorkommt, nicht etwa in Folge inzwischen eingetretener Wachsthumsunfähigkeit nicht rückregulirt wurde, bewies mir die Thatsache, dass wenn solche übergekrümmten Stengel jetzt an der Basis des dritten Internodiums fixirt wurden und dieses jetzt horizontal lag, die Krümmung des dritten binnen kurzem auf 90° zurückging. Ich habe die Erscheinung der Ueberkrümmung noch

genauer an kurzen, nur aus zwei Internodien bestehenden Stengelstücken geprüft, weil hier die Verhältnisse einfacher sind.

Versuch 32.

Von zehn aus dem zweiten und dritten Internodium bestehenden, horizontal gelegten Stengelstücken von *Trad. fluminensis*, die den zweiten Knoten noch besassen (Fig. 1, Schnitt *c*), wurde der eine Theil (*A*) im dritten Internodium fixirt, sodass sich das zweite Internodium aufrichten konnte, der zweite Theil (*B*) im zweiten, sodass also das basale Internodium seine Lage im Raum ändern konnte. Der Erfolg ist in der nachstehenden Tabelle registrirt.

Zeit	A.						B.					
	1	2	3	4	5	D.	1	2	3	4	5	D.
1 Tag	50°	40°	40°	50°	40°	44°	35°	40°	70°	50°	50°	49°
2 Tage	55°	60°	60°	60°	50°	57°	50°	52°	80°	70°	60°	62,4°
3 Tage	65°	65°	65°	65°	55°	63°	60°	65°	85°	75°	60°	69°
4 Tage	70°	70°	70°	70°	55°	67°	90°	80°	100°	90°	80°	88°
6 Tage	75°	75°	80°	70°	60°	72°	95°	82°	100°	110°	80°	93,4°
9 Tage	75°	75°	80°	80°	60°	74°	108°	82°	110°	112°	80°	98,4°

Während also im Verlauf der ersten drei Tage kein Unterschied in der Krümmungsintensität beider Arten von Stengeln bemerklich war, machte sich von da an eine immer auffälliger werdende Differenz geltend. Die an der Basis fixirten Stücke erreichten im Durchschnitt eine Krümmung von 74°, die an der Spitze befestigten eine solche von 98°. Von letzteren hatten sich drei erheblich über die Verticale gekrümmt, von den ersteren keins. Dass hier die Krümmung in keinem Falle genau 90° betrug, liegt jedenfalls daran, dass sich die kräftig austreibende Achselknospe für sich etwas krümmte, sodass sie trotz unzureichender Krümmung des Gelenkes gerade stand.

Der letzte Versuch mit invers fixirten Sprossen war der folgende, in welchem längere aus vier und mehr Internodien bestehende Stengel benutzt wurden.

Versuch 33.

Sechs Exemplare von *Trad. flum.* wurden an der Spitze fixirt, sodass sich die Basis aufkrümmen konnte. Nach drei Tagen war bei sämmtlichen Exemplaren Ueberkrümmung eingetreten; die die Basis des Stengels 15°—45° über die Verticale hinausgebracht hatte. Innerhalb weiterer vier Tage ging die Ueberkrümmung nicht

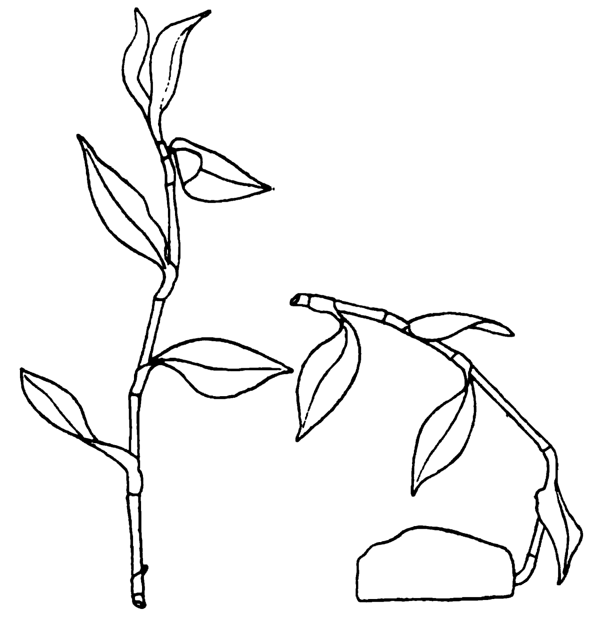
zurück, es zeigte sich jedoch folgender Unterschied. Bei drei Exemplaren beschränkte sich die Ueberkrümmung lediglich auf das erste Gelenk hinter der Fixirung, welches über 90° gekrümmt war, während die anderen Gelenke sich wieder mehr oder weniger gerade gestreckt hatten. Auf diese Weise war die ganze, gerade Basalpartie des Stengels durch das jüngste Gelenk über die Verticale hinausgeführt. Bei den anderen drei blieben die übernormalen Krümmungen in allen Gelenken bestehen, sodass eine mehr kreisförmige Ueberkrümmung zu Stande kam.

Nach sieben Tagen wurden die Stengel mit ihrem basalen Internodium genau senkrecht eingepflanzt und ihnen eine weitere Woche hindurch Gelegenheit gegeben, sich wieder gerade zu strecken. Dies wurde bei vier Exemplaren thatsächlich nach dieser Zeit erreicht. Je ein Exemplar der beiden verschiedenen Kategorien vermochte die Rückkrümmung nicht in allen Gelenken auszuführen. Berücksichtigt man, dass sich die Stengel eine Woche vorher im Dunkeln und nur in feuchter Luft befunden hatten, so ist es begreiflich, dass einzelne Exemplare zu sehr geschwächt waren, um später noch normal zu reagiren. Die übrigen vier sind aber vollkommen ausreichend, um den Schluss zu rechtfertigen, dass die Ueberkrümmung nicht in Folge eingetretener Wachsthumsunfähigkeit unrückregulirbar war. Bemerkenswerth war, dass sich die Gelenke nicht nur gerade gestreckt hatten, sondern einzelne gar eine Krümmung nach der entgegengesetzten Seite zeigten, die um so stärker war, je intensiver die vorherige Krümmung gewesen war. Sie betrug in einem Falle ca. 40°. In Fig. 4 ist ein Stengel dargestellt, rechts nachdem er eine Woche lang an der Spitze durch (übrigens nur die Blätter vollständig umschliessenden) Gips fixirt war, und links nachdem innerhalb einer Woche Rückkrümmung eingetreten war.

Die letzten Versuche haben also übereinstimmend gezeigt, dass bei dauernder geotropischer Reizung der Spitze oder eines ihr äquivalenten Theiles die Gleichgewichtslage des folgenden Gelenkes oder der folgenden insoweit beeinflusst wird, dass sie aus einer bestimmten in eine unbestimmte übergeht, dass also die Gleichgewichtslage nicht nothwendig die senkrechte sein muss und die einzelnen Gelenke supranormale Krümmungen ausführen können.

Diese Ueberkrümmung tritt jedoch auch ein, wenn sich die Spitze in geotropischer Ruhelage befindet. Man sollte hier erwarten, dass dann die Krümmung des durch Biegung horizontal orientirten

Gelenkes katatonisch beeinflusst würde, also überhaupt nicht einträte. Der Ausfall dieses Experimentes unterstützt die Ansicht einer regulativen Thätigkeit des Gipfels nur wenig. Andererseits ist jedoch die Möglichkeit unbestreitbar, dass sowohl bei andauernder Reizung wie bei einem künstlich herbeigeführten reizlosen Zustande der Spitze derselbe Effect herauskommen kann. Denn beide Fälle haben das gemeinsame, dass die Krümmung des drittes Gelenkes



Figur 4.

Ein Stengel von *Trad. flum.*, rechts nachdem er eine Woche hindurch an der Spitze fixirt war, links nachdem innerhalb einer weiteren Woche nach aufrechter Fixirung des basalen Internodiums Rückkrümmung eingetreten war.

die Lage der Spitze unverändert lässt, dass also die normale Beziehung zwischen der allmählichen Krümmung und der dadurch in jedem Moment veränderten Lage der Spitze gestört ist. Die Krümmung des dritten Gelenkes ist gewissermaassen durch die Art der Fixirung aus dem Ganzen des Krümmungsprocesses herausgerissen und verläuft als für sich existirende Erscheinung mit veränderter Intensität, geradeso wie auch an Stücken, die aus dem Verbande des Organismus gelöst sind, gewisse Lebenserscheinungen noch andauern, aber als für sich existirende Processe abnorme Richtung und Intensität zeigen. In beiden Fällen ist die Lage der Spitze abnorm gegenüber dem reactionsfähigen Theile.

Ausser diesen Schwierigkeiten sind jedoch noch weitere Ueberlegungen einer regulativen Thätigkeit der Spitze ungünstig. Ich knüpfe an den schon oben erwähnten F. Darwin'schen Versuch an, nach welchem bei andauernder Reizung des Kotyledo eines *Setaria*-Keimlings die wachsthumsfähige obere Partie des Hypokotyls eine ununterbrochene Krümmung ausführt, die diesem Theil schliesslich ein korkzieherartiges Aussehen giebt. Diese Krümmung kann man sich nun auch folgendermassen entstanden denken, wenn man die Eigenthümlichkeiten des intercalaren Wachsthums heranzieht. Die wachsthumsfähige Zone des Hypokotyls ist dadurch, dass sie mit dem constant horizontalen Kotyledo fest verbunden ist, ebenfalls fortdauernd geotropisch inducirt. Jedes von der Intercalarzone erzeugte Zuwachsstück trachtet sich aufwärts zu richten, so lange es wächst. Da nun fortwährend Zuwachs stattfindet, vielleicht sogar ein unter diesen Umständen besonders intensives Wachsthum eintritt, krümmt jede neue Zuwachszone den schon gekrümmten, im Wachsthum allmählich stehen gebliebenen, älteren Theil weiter, sodass auf diese Weise, so lange überhaupt an der Grenze zwischen Kotyledo und Hypokotyl Wachsthum fortläuft, eine ununterbrochene Weiterkrümmung verursacht wird. Der Unterschied von Sprossen, die an der Spitze, und solchen, die an der Basis fixirt sind, würde also der sein, dass im ersten Falle das der Fixirung benachbarte wachsende Stück fortwährend geotropisch inducirt wird, im zweiten Falle jedoch sehr bald gerade negativ geotropisch weiter wachsen kann. Analog könnte man sich auch die Ueberkrümmung bei *Tradescantia* erklären. Es wäre möglich, dass an dem oberen Ende des Gelenkes ein vielleicht durch die Umstände begünstigtes intensiveres Wachsthum einsetzte, und dass die erzeugten Zuwachsstücke die primäre, zuerst eingetretene Krümmung der übrigen Gelenkpartie noch verstärkte[1]).

Auf diese Weise würden wir ganz ohne einen regulirenden Einfluss der Spitze auskommen, wenngleich auch hier noch einige Punkte dunkel sind. So würde es noch unverständlich bleiben, wie bei einigen der invers fixirten *Tradescantia*-Sprosse die Ueberkrümmung der Basis durch mehrere Gelenke geleistet wurde, deren Krümmungen bei späterer aufrechter Fixirung der Basis zurückgingen. Ueberhaupt zeigte die vollständige Geradestreckung stark übergekrümmter Gelenke an, dass im ganzen Gelenk noch Wachs-

1) Aehnlich äussert sich B. Copeland in seinen „Studies on the geotropism of stems“. Bot. Gaz., Bd. XXIX, p. 188, 1900.

thum möglich ist. Es ist deshalb nicht einzusehen, weshalb bei der Ueberkrümmung selbst die basalen Gelenkpartien sich nicht gerade strecken, also zurückkrümmen sollten, wenn sie durch weitere sich krümmende Zuwachsstücke aus ihrer inversen Ruhelage verschoben werden.

Ist nun auch durch die oben mitgetheilten Thatsachen die Existenz eines regulativen Einflusses auf das Maass der Krümmungen der verschiedenen Zonen nicht zwingend erwiesen, so wird es doch nicht überflüssig sein, hier einmal zu versuchen, die Rolle, die ein Spitzentheil bei der geotropischen Aufrichtung spielen könnte, auf der Basis ganz allgemeiner Ueberlegungen zu diskutiren. Ein directiver Einfluss des Theiles, dessen Lage der Endeffect des Reizprocesses ist, ist übrigens auch aus allgemeinen Erwägungen plausibel und bei anderen Gelegenheiten mehr oder weniger deutlich ausgesprochen worden. Beispielsweise geht hierauf die Forderung zurück, die Němec[1]) für die Lage des perceptorischen Organs macht. Er sagt, es müsse stets über der krümmenden Partie nach der Spitze zu gelegen sein. Er macht nur den Fehler, dass er nur locale Perception in Erwägung zieht, ohne die Möglichkeit einer von dieser unabhängigen Direction zu berühren. Aehnlich äussert sich Czapek[2]), wenn er sich die Bewegung der Malvenblätter unter Hinweis auf ihr Ziel abhängig denkt von einem dirigirenden Einfluss der Spreite. Ebenso beurtheilt er auch seine Versuche mit *Tropaeolum*-Blättern, macht jedoch hier die unbegründete Annahme einer grösseren Empfindlichkeit (s. später) der Spreite. Das eigenthümliche Dilemma, zu welchem uns die Thatsache der Autonomie des geotropischen Vorganges in einem Gelenk und die Annahme einer Regulirung durch die Spitze führen würden, liesse sich dadurch beseitigen, dass wir unsere Anschauungen über tonische Wirkungen auch auf die Theilvorgänge des gesammten geotropischen Aufrichtungsprocesses übertragen.

Wenn wir im theoretischen Theil unserer Untersuchung die Ansicht entwickelt haben, dass jeder Reizvorgang mit allen durch gleichzeitige andere Reize hervorgerufenen Zuständen in der Pflanze dergestalt zu einer Einheit verbunden ist, dass diese einen tonischen Effect auf ihn ausüben, so ist es nur eine logische Consequenz,

1) B. Němec, Ueber die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIV, 1901, p. 173, 174.

2) F. Czapek, Weitere Beitr. z. Kenntniss d. geotr. Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXII, 1898, p. 274.

dies auch für die einzelnen Phasen eines geotropischen Aufrichtungsprocesses anzunehmen. Für jedes geotropische Phänomen an einem Punkte sind die über ihm sich abspielenden übrigen geotropischen Phänomene tonische Vorgänge. Dass es nur die oberhalb verlaufenden Processe sind, liegt in der Natur der Sache und wird übrigens auch durch alle Thatsachen bestätigt.

Von diesem Gesichtspunkte aus würde uns die geotropische Aufrichtung eines *Tradescantia*-Stengels folgendermassen erscheinen: Wird ein solcher Stengel horizontal gelegt, so empfindet er in seiner ganzen Ausdehnung seine veränderte Lage. An denjenigen Stellen, welche noch wachsthumsfähig sind, schliesst sich an diesen diffusen Perceptionsprocess (s. später) eine Kette weiterer Vorgänge an, die zu ungleichseitig beschleunigtem Wachsthum führen, sodass an einzelnen Punkten und zwar von der Spitze beginnend hintereinander sich typische geotropische Auslösungsvorgänge abspielen. Alle diese Theilprocesse sind jedoch durch die Einheit des Organismus zu einem Ganzen verbunden, jeder obere geotropische Theilvorgang wirkt tonisch auf die folgenden; betrachten wir irgend einen gesondert, so müssen wir die über ihm befindlichen als secundäre Reize auffassen. Auf diese Weise würde das Maass der Krümmung in jedem Gelenk abhängig von der Lage der höheren Theile, jede Zone würde nur so viel leisten, als der Gipfeltheil regulatorisch zulässt, trotzdem sie vielleicht potentiell mehr leisten könnte.

Bis zu einem gewissen Grade ähnelt eine solche Ansicht der von Kohl[1]) vorgetragenen Theorie, dass man eine directe und eine indirecte von oben zugeleitete Reizung unterscheiden könne. Abgesehen davon, dass sich diese Anschauung auf unzulängliche Experimente stützt, ist sie ausserdem nicht mit genügender Schärfe und Consequenz entwickelt. Uebrigens scheint sie Kohl für *Tradescantia* fallen gelassen zu haben, da er in seiner letzten Publication nichts davon erwähnt. Der Hauptfehler liegt darin, dass Kohl ohne weiteres von indirecter Reizung durch einen zugeleiteten geotropischen Reiz spricht, der oben percipirt werde. Eine solche Zuleitung des local irgendwo empfundenen Reizes anzunehmen, ist gar keine Nothwendigkeit, jedenfalls lässt sie sich nicht beweisen. Wir können deshalb auch nur ganz allgemein sagen, dass die oberen geotropischen Processe in ihrer Gesammtheit

1) Kohl, Mechanik der Reizkrümmungen. Marburg, 1894, p. 21 ff.

als tonische Factoren wirken, und lassen die Frage ganz unentschieden, ob etwa die Lageempfindung für sich fortgeleitet wird.

Ein Einfluss der Spitze könnte vielleicht noch bei einer anderen Erscheinnng vorliegen, die noch nicht genügend studirt worden ist. Sachs[1]) hat der Darwin'schen Spitzenperceptionstheorie gegenüber eingewandt, dass bei Stengelorganen das Decapitiren keinen Effect auf die geotropische Krümmung des Stumpfes ausübe. Er selbst giebt jedoch einiges Material, aus dem hervorgeht, dass ein solcher Einfluss, wenn auch in anderem Sinne, thatsächlich existirt. Er constatirt nämlich beiläufig, dass an einzelnen der Terminalknospe und der jüngsten Internodien beraubten Stengelstücken verschiedener Pflanzen das Ende über die Verticale bei der geotropischen Biegung hinausgekrümmt war, wie z. B. bei *Cimicifuga* um 10° und bei *Ailanthus* um 30° [2]). Ich fand dies bei einem gelegentlich mit *Ricinus communis* angestellten Versuch bestätigt. Von zwei in demselben Topf befindlichen gleich grossen Keimlingen krümmte sich das Hypokotyl des decapitirten um 25° über die Verticale und verharrte in dieser Stellung. Es wurde an der Rückkrümmung nicht etwa durch inzwischen eingetretene Wachsthumsunfähigkeit gehindert. Denn als der Topf wieder vertical gestellt wurde, das freie Ende also etwas unter den Horizont geneigt war, erfolgte eine Krümmung, die das Ende um 25° über den Horizont hob, also im ganzen 50° betrug. Der intacte Keimling zeigte in dem correspondirenden Stücke verticale Lage, nach dem Horizontallegen.

Die tonische Beeinflussung müsste dann zuletzt auf die Wirkung der Spitze zurückgehen. Sie würde den überwiegenden tonischen Effect ausüben und zwar wäre dies eine Prävalenz, die hier als eine ebenso selbstverständliche Folge des specifischen inneren Baues des organischen Systems zu gelten hätte, als bei allen anderen Erscheinungen, in denen eine sehr starke correlative Verkettung einzelner Theile des Systems mit dem Vegetationspunkt zum Ausdruck kommt.

Jedenfalls wäre es übereilt und im Widerspruch mit allen oben entwickelten Ansichten, wenn wir aus dem prädominirenden Einfluss des Spitzentheiles eine erhöhte Empfindlichkeit, eine quantitativ stärkere Perception des Reizes an dieser Stelle ableiten wollten,

---

1) J. Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, II. Aufl. 1887, p. 728.

2) J. Sachs, Arbeiten des Botan. Instituts in Würzburg, Bd. I, 1894, p. 193.

und damit kommen wir auf die Frage nach dem Ort der Perception des geotropischen Reizes, die wir vorhin streiften, noch einmal im Zusammenhange zu sprechen.

Empfindlichkeit für den geotropischen Reiz ist in jedem einzelnen wachsenden Theile für sich vorhanden. Ja man könnte, ohne mit irgend welchen Thatsachen in Widerspruch zu gerathen, mit Rothert[1]) diese Behauptung dahin erweitern, dass der auf den ganzen Spross gleichmässig einwirkende Reiz der Schwerkraft auch in allen Theilen empfunden werde. Allerdings lässt sich dies nicht streng beweisen, sodass wir uns mit dem Satze begnügen, dass sämmtliche reactionsfähigen Theile auch perceptionsfähig sind. Es fragt sich nur, ob wir etwa nach Analogie der Anschauungen Rothert's[2]) eine ungleiche Intensität der Empfindlichkeit annehmen müssten, wenn wirklich ein directiver Einfluss der Spitze statthätte. Dazu zwingt uns nun nichts. Vielmehr gestattet uns unsere Ansicht von der tonisc'en Beeinflussung der geotropischen Theilvorgänge untereinander, diese Frage überhaupt nicht als eine nothwendige aufzuwerfen.

Es ist klar, dass nicht sämmtliche Glieder eines lebendigen Systems in gleich hohem Maasse correlativ mit allen übrigen verknüpft sind. Es giebt vielmehr einzelne Punkte, welche mit dem ganzen Organismus in besonders inniger Weise zusammenhängen, Punkte besonderer correlativer Dignität, und andere, die eine unwesentliche Rolle spielen. Tritt nun irgend eine Veränderung an einem correlativ stark thätigen Theil eines pflanzlichen Organismus ein, so muss die Störung des Gleichgewichts sich viel intensiver und allgemeiner äussern, als wenn eine gleich grosse Veränderung an irgend einem anderen, correlativ weniger eng angeschlossenen Punkte bewirkt ist. Uebertragen wir dies auf die Perception des geotropischen Reizes, die ja nichts weiter als eine Veränderung im sensiblen Plasma bedeutet, so ist der tonische Coefficient eines solchen Perceptionsprocesses gegenüber den übrigen geotropischen Vorgängen offenbar sehr verschieden an verschiedenen Stellen des Organismus, ohne dass deswegen die Empfindung des Reizes selbst verschieden intensiv sein müsste. Die mit der Empfindung gegebene Veränderung des Plasmas muss nothwendig an den Correlationspunkten erster Ordnung eine überwiegende tonische Wirkung

1) l. c., p. 211.

2) l. c., p. 209.

auf sämmtliche in jedem Moment ablaufenden übrigen geotropischen Phänomene ausüben. Und die Spitze oder allgemeiner gesagt, der jeweilige Spitzenvegetationspunkt ist in der That die wichtigste, am meisten correlativ verknüpfte Stelle eines Pflanzensprosses, weil seine embryonale Zone die Fortentwickelung der Pflanze ermöglicht. Wir müssten also sagen, dass nicht weil die Spitze eine stärkere Empfindlichkeit dem Schwerkraftsreiz gegenüber hat, sie einen determinirenden Einfluss ausübt, sondern weil ihre correlative Verkettung die innigste, ihr Perceptionsact den grössten tonischen Coefficienten hat.

Uebrigens braucht dies nicht immer der Vegetationspunkt zu sein. Vielmehr können die wichtigen Punkte des Systems nach Maassgabe der gerade in einem gewissen Zustande vorhandenen Anforderungen sich verschieben. Ueberhaupt kann es deren mehrere geben, von denen jeder für sich auf ein besonders eng mit ihm verknüpftes Theilsystem wirkt (z. B. die Blattlamina auf den Blattstiel).

Da obiges für jeden Zustand der Spitze gilt, könnte auch die Abwesenheit jeglicher Perception in ihr einen entscheidenden Erfolg haben. Befindet sich also die Spitze in geotropischer Ruhelage und würde etwa keine Krümmung in der Actionszone eintreten, so wäre der Schluss, dass sie allein percipire, deswegen anfechtbar, weil die tonischen Wirkungen unberücksichtigt blieben. Es wäre sehr plausibel, dass der bereits realisirte Endeffect der Krümmung auf sämmtliche tieferen Theile einen so energischen katatonischen Einfluss ausübt, dass sie trotz ihrer Lageempfindung keine Reaction unternehmen. Also selbst wenn der Kohl'sche Biegungsversuch sich als richtig herausgestellt hätte, hätten wir doch seinen Schlüssen nicht zustimmen können.

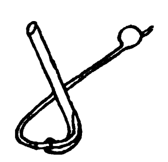
Ein gutes Beispiel für den eigentlichen Zusammenhang zwischen einem Spitzenorgan und benachbarten geotropischen Processen war, wie wir bereits früher sahen, die von Vöchting gefundene, interessante Thatsache, dass der Fruchtknoten einer *Papaver*-Blüthe in seinen verschiedenen Entwickelungsstadien einen directiven Einfluss auf das geotropische Verhalten des nächstliegenden Stengelstückes ausübt Es würde auch hier eine Verkennung des wahren Zusammenhanges sein, wenn man den Fruchtknoten als das Perceptionsorgan ansehen wollte. Uns stellt sich dieser Vorgang vielmehr so dar, dass Blüthe und Stengelspitze gleicherweise den Schwerkraftsreiz wahrnehmen, dass jedoch das geotropische Verhalten des

oberen Stengelstückes durch innere Entwicklungsreize tonisch, in diesem Falle metatonisch bestimmt wird, die von dem reifenden Fruchtknoten ausstrahlen [1]).

Unsere Biegungsversuche forderten zu einem Parallelversuche mit *Setaria* heraus, dem Object, an welchem F. Darwin die ausschliessliche Perception des Kotyledo nachzuweisen versucht hat [2]). Das Resultat dieses Versuches, den ich im folgenden mittheilen möchte, fiel ähnlich dem mit *Tradescantia* aus.

Versuch 33.

Fünfzehn Keimlinge von *Setaria* wurden in gebogene Glasröhrchen so eingeführt, dass die Spitze des Kotyledo genau vertical stand. In Fig. 5 habe ich einen solchen Keimling abgebildet. Ich bog die Röhrchen stets über 90°, um auf diese Weise leichter den scharfen Knick in dem Kotyledo zu erreichen. Seine Spitze war auf 3—4 mm genau senkrecht orientirt.



Figur 5.
Ein Keimling von *Setaria*, dessen Kotyledo so in das gebogene Glasröhrchen eingeführt wurde, dass der ganze Spitzentheil genau aufrecht stand. Die Krümmung an der Spitze des Hypokotyls war nach 24 Stunden erreicht.

Die Objecte wurden unter einer mit feuchtem Fliesspapier ausgekleideten Glasglocke bei 25° C. im Dunkeln gehalten. Nach 24 Stunden wurde das Resultat registrirt. Es stellte sich heraus, dass sieben Exemplare in Folge von Verletzungen, die sich beim Hineinschieben in die engen Röhrchen nicht vermeiden lassen, zu Grunde gegangen waren. Vielleicht haben auch andere Ursachen mitgewirkt, wenigstens klagt auch F. Darwin über den schlechten Zustand einzelner Exemplare. Von den übrigbleibenden acht hatten die vorher horizontalen Hypokotyle bei fünf Keimlingen Krümmungen von 145°, 140°, 60°, 50°, 50° und 20° ausgeführt. Bei sämmtlichen Exemplaren war die Spitze noch genau vertical. Uebrigens waren auch sie kränklich, sodass sie zu weiterer Beobachtung nicht tauglich waren.

1) Nebenbei sei erwähnt, dass, wie mir einige vorläufige Versuche ergaben, auch die überhängenden Gipfel der windenden *Phaseolus multiflorus* in ihrer Lage von ähnlichen Factoren bestimmt zu sein scheinen, wie die Knospe von *Papaver*. Ich sah, dass sie sich nach Entfernung der Terminalknospe aufrichteten.

2) F. Darwin, On geotropism and the localisation of the sensitive region. Ann. of Botan., Vol. XIII, p. 567, 1899.

Es folgt aus dem Versuch jedenfalls, dass die Perception nicht ausschliesslich in der Spitze des Kotyledo localisirt ist, was übrigens auch nicht ausdrücklich von F. Darwin behauptet wird. Wesentlich ist mir, dass sich dieses Object ganz ähnlich verhält, wie *Tradescantia* in dem entsprechenden Versuche.

Wenn übrigens bei solchen Versuchen eine schwächere Reaction erfolgte, so dürfte man deswegen noch nicht auf stärkere Perception des aufgebogenen Theiles schliessen, denn es wäre ein Fehler, ohne weiteres von der Intensität der Reaction die Intensität der Perception abzuleiten.

Zum Schluss möchte ich noch hervorheben, dass obige Betrachtungen in erster Linie als Versuche aufzufassen sind, verschiedene Möglichkeiten des Verlaufes und der Analyse eines geotropischen Processes kritisch zu discutiren und einige allgemeine Gesichtspunkte hervorzuheben, die jede Theorie des Geotropismus von Sprossen wird zu berücksichtigen haben.

Die Thatsache, dass die Ueberkrümmung freier basaler Internodien von der Art der Fixirung abhängig ist, veranlasste uns schliesslich, noch ein letztes Experiment anzustellen. Wir variirten den Biegungsversuch in der Weise, dass wir die Fixirung an die Basis des Stengels legten.

Versuch 34.

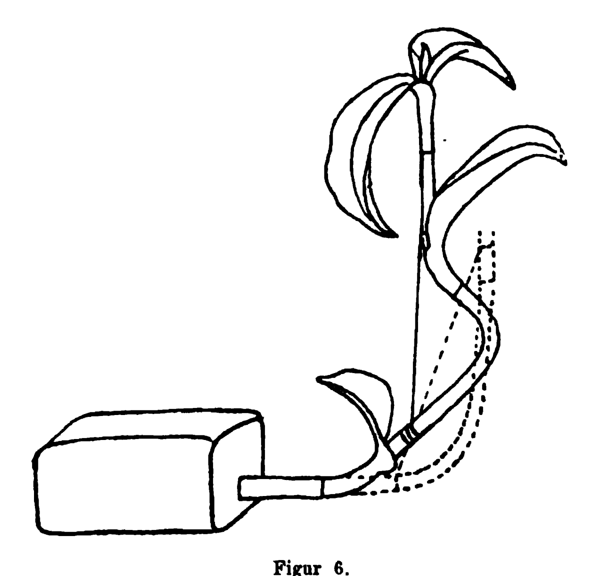
Je drei Stengel von *Zebrina pendula* und *Trad. flum.* wurden im zweiten Internodium vorsichtig umgebogen und in ihrer künstlichen Lage durch einen Zwirnsfaden gehalten, der an beiden Enden mit Klebwachs befestigt war, um das Gleiten zu verhindern (Fig. 6).

Die folgende Tabelle giebt das Resultat.

Zeit	*Zebrina pend.*			*Trad. flum.*		
	1	2	3	1	2	3
1 Tag	0°	15°	15°	20°	20°	20°
2 Tage	30°	30°	30°	25°	60°	60°
3 Tage	30°	30°	30°	25°	60°	70°

Durch die Krümmung des dritten Gelenkes wird der Gipfel aus der Verticalen verschoben. Das zweite Gelenk biegt ihn jedoch in die Verticale zurück, arbeitet also dem dritten Gelenk entgegen. Da sich die Biegung selbsthätig nach dem oberen Theile des Inter-

nodiums verschiebt (s. Fig. 6), entsteht hier allmählich eine starke Spannung, die bei *Trad. flum.* nach längerer Zeit zu einem Knick an dieser Stelle führt. Denn hier zeigte mir an den Exemplaren 2 und 3 eine über eine Woche ausgedehnte, weitere Beobachtung, dass Gelenk 3 sich allmählich einem Winkel von 90° näherte. Ob die auffallend geringe Krümmung bei *Zebrina pendula* durch



Figur 6.
Ein Spross von *Zebrina pendula*, der mittels eines Zwirnfadens in gekrümmter Lage gehalten wurde. Die punktirten Linien geben die Anfangslage.

einen rückregulirenden Einfluss der Spitze oder durch irgend welche sonstigen Störungen hervorgerufen wurde, wage ich nicht zu entscheiden.

Vor allem beruhigte der Erfolg dieses Versuches über den Verdacht, dass unsere aus den Experimenten 3—5 gezogenen Schlüsse von der Art der Fixirung tangirt werden könnten. Auch auf unsere übrigen Versuche hat sie keinen Einfluss. Vor allem nicht auf Versuch 1, da der Versuch 2 zeigte, dass der Ort der Fixirung gleichgiltig ist. Bei den übrigen Versuchen war stets die Basis befestigt, mit Ausnahme derjenigen, in denen dies die Art der Versuchsanordnung unmöglich machte. Da sie jedoch eine hemmende Wirkung der angewandten Agentien darthaten, kann die Art der Fixirung, die wir als steigernd erkannten, den Schluss nicht erschüttern, dass

es sich in der That um eine Hemmung der geotropischen Reaction handelte. Uebrigens treten ja auch, wie wir sahen, die Unterschiede in der Krümmung erst nach dem dritten Tage auf (Versuch 32).

Ich kann nicht schliessen, ohne meinem hochverehrten Chef, Herrn Prof. Dr. W. Pfeffer, meinen herzlichsten Dank für das wohlwollende Interesse auszudrücken, dessen ich mich während des Fortganges obiger Untersuchung zu erfreuen hatte.

Leipzig, April 1902.

Ueber die
Blattstellung an einigen Triebspitzen-Gallen.

Von

Arthur Weisse.

Mit Tafel XII, XIIIa und XIIIb.

Einleitung.

Von den durch thierische Parasiten hervorgerufenen Gallbildungen kommen in Bezug auf Blattstellungsfragen zunächst nur diejenigen in Betracht, die sich als Deformationen vegetativer Knospen darstellen. Während einige dieser Gallen sich in ihrer äusseren Form nur wenig von normalen Knospen unterscheiden, zeigen andere eine wesentlich abweichende, charakteristische Gestalt, indem sie bald kleinen Zapfen oder Artischocken, bald Rosen oder winzigen Kohlköpfen ähnlich sind. Es ist von vornherein wahrscheinlich, dass bei grösseren Veränderungen in der Gestalt der Triebspitze nicht nur die Form und Zahl der Blattgebilde, sondern auch ihre Stellung Veränderungen erleiden wird. Diese an einzelnen Beispielen näher zu erläutern, ist der Zweck der vorliegenden Mittheilung.

Die Untersuchung wurde einerseits in der Absicht unternommen, eine noch nicht berührte Frage rein morphologischer Natur[1]) für

---

1) Die Frage der Blattstellung an Gallen ist in der Literatur bisher nur gelegentlich gestreift worden. So führt Goebel in seiner Organographie (I. Theil, 1898, p. 168) an, dass an den durch die Einwirkung von Livia juncorum veränderten vegetativen Sprossen von *Juncus lamprocarpus* sich Axillarsprosse bilden, „an denen die Blätter nach einem zwischen $^1/_2$ und $^1/_3$ liegenden Divergenzbruche stehen (aber nicht regelmässig und unter mannigfachen Drehungen und Verschiebungen)". Ferner beschreibt Strasburger in seinen Bemerkungen über Lycopodiaceen (Botanische Zeitung, XXXI, 1873, p. 105) ihm von Alexander Braun mitgetheilte Gallenbildungen von *Selaginella pentagona*, die Bulbillen ähnlich und dadurch bemerkenswerth sind, dass an ihnen die gleichartig ausgebildeten Blätter in alternirenden 3zähligen Quirlen angeordnet waren. Doch handelt es sich in beiden Fällen um neu angelegte Sprosse und nicht um vergallte Triebspitzen.

einige Fälle aufzuklären, besonders aber deshalb, weil mir die Triebspitzengallen, vom Standpunkte der mechanischen Blattstellungslehre aus betrachtet, nicht uninteressante Gebilde zu sein schienen, indem hier durch den Eingriff der Thiere veränderte Bedingungen geschaffen werden, wie sie der menschliche Experimentator herbeizuführen ausser Stande ist.

Das Material zu der vorliegenden Arbeit wurde zum grössten Theil von mir während des letzten Sommers in der Umgegend von Berlin sowie auf einer Ferienreise in der Schweiz gesammelt. Aelteres Alkoholmaterial verdanke ich der Freundlichkeit des Herrn Dr. W. Magnus in Berlin. Die Objecte gelangten entweder frisch sogleich nach dem Einsammeln oder aber in Alkohol conservirt zur Untersuchung.

Die behandelten Gallen sind, nach den sie tragenden Pflanzen geordnet, folgende:

1. Auf *Taxus baccata* L.: Triebspitzengallen, hervorgerufen durch die Gallmücke Cecidomyia Taxi Inchb.
2. Auf derselben Pflanze: Knospengallen, hervorgerufen durch die Gallmilbe Phytoptus psilaspis Nal.
3. Auf *Picea excelsa* Lk. und *Picea* spec.: zapfenähnliche Gallen, hervorgerufen durch die Blattlaus Adelges (Chermes) strobilobius (Kalt.) Licht.
4. Auf *Picea excelsa* Lk.: zapfenähnliche Gallen, hervorgerufen durch die Blattlaus Adelges (Chermes) Abietis L.
5. Auf *Calamagrostis arenaria* (L.) Roth. (= *Ammophila arenaria* Lk.): Triebspitzengallen, hervorgerufen durch die Schlupf-(Schenkel-)wespe Isosoma hyalipenne Walk.
6. Auf *Salix alba* L. und *S. fragilis* L.: die als „Weidenrosetten" bekannten Triebspitzengallen, hervorgerufen durch die Gallmücke Dichelomyia rosaria Rübs. (= Cecidomyia rosaria H. Lw.).
7. Auf *Quercus Robur* L. (= *Qu. pedunculata* Ehrh.): die sogenannten „Artischockengallen" oder „Eichenrosen", hervorgerufen durch die Gallwespe Andricus fecundatrix Htg. (die agame Form von A. pilosus Adl.).
8. Auf derselben Pflanze: Knospengallen, hervorgerufen durch die Gallwespe Andricus inflator Hart.
9. Auf *Euphorbia Cyparissias* L.: Triebspitzengallen, hervorgerufen durch die Gallmücke Dichelomyia capitigena (Bremi) Rübs. (= Cecidomyia Euphorbiae H. Lw. z. Th.).

10. Auf *Galium silvestre* Poll.: Triebspitzengallen, hervorgerufen durch eine noch nicht bestimmte Cecidomyine[1]).
11. Auf *Artemisia campestris* L.: Triebspitzengallen, hervorgerufen durch die Gallmücke Rhopalomyia Artemisiae Rübs. (= Cecidomyia Artemisiae Bché.).

Nach den die Gallen erzeugenden Thieren geordnet, ergiebt sich die folgende Uebersicht:

A. **Phytoptocecidien** (Milbengallen):

1. Gallen von Phytoptus psilaspis auf *Taxus baccata.*

B. **Hemipterocecidien** (Blattlausgallen):

2. Gallen von Adelges (Chermes) strobilobius auf *Picea excelsa* und *Picea* spec.
3. Gallen von Adelges (Chermes) Abietis auf *Picea excelsa.*

C. **Dipterocecidien** (Mückengallen):

4. Gallen von Dichelomyia (Cecidomyia) rosaria auf *Salix alba* und *S. fragilis.*
5. Gallen von Dichelomyia capitigena (= Cecidomyia Euphorbiae z. Th.) auf *Euphorbia Cyparissias.*
6. Gallen von Rhopalomyia (Cecidomyia) Artemisiae auf *Artemisia campestris.*
7. Gallen von Cecidomyia Taxi auf *Taxus baccata.*
8. Cecidomyine-Gallen auf *Galium silvestre.*

D. **Hymenopterocecidien** (Wespengallen):

9. Gallen von Isosoma hyalipenne auf *Calamagrostis (Ammophila) arenaria.*
10. Gallen von Andricus fecundatrix auf *Quercus Robur (pedunculata).*
11. Gallen von Andricus inflator auf *Quercus Robur (pedunculata).*

---

1) D. H. R. von Schlechtendal, Die Gallbildungen (Zoocecidien) der deutschen Gefässpflanzen (Jahresber. d. Ver. f. Naturk. z. Zwickau, Jahrg. 1890 [ersch. 1891], p. 100, No. 1116).

Für die folgende Darstellung wähle ich eine freie Anordnung, wie sie mir für die Besprechung der beobachteten Blattstellungsverhältnisse gerade zweckmässig zu sein scheint.

I. Gallen von Dichelomyia (Cecidomyia) rosaria auf *Salix alba* und *S. fragilis*.

Die als „Weidenrosetten" bekannten Gallen finden sich an den meisten Weidenarten und sind, je nach Art des Trägers, wie man weiss, von etwas verschiedenem Aussehen. Doch fand ich auch an derselben Species, nämlich *Salix alba*, Rosetten-Gallen von recht verschiedenem Habitus, nämlich einerseits verhältnissmässig grosse Rosetten mit zugespitzten Blättern und andererseits viel kleinere Gallen mit kurzen abgerundeten Blättern. Da die Sammelzeit die gleiche war, nämlich für beide Formen Ende August und Anfang September, und auch klimatische Unterschiede nicht massgebend sein konnten, da sie alle der Berliner Umgegend entstammen, aber beide Formen stets getrennt an verschiedenen Weiden-Exemplaren auftraten, so glaubte ich zunächst doch vielleicht verschiedene *Salix*-Species vor mir zu haben. Um in der Bestimmung sicher zu sein, legte ich daher Blätter der fraglichen *Salices* unserm besten Weidenkenner, Herrn Hauptmann von Seemen, vor, der auch die Liebenswürdigkeit hatte, dieselben zu bestimmen. Ich erhielt den Bescheid, dass es sich in allen Fällen um *Salix alba* handele. Es scheint somit in der That zwei verschiedene Formen von Rosettengallen auf *Salix alba* zu geben. Ich werde in dieser Vermuthung durch eine Angabe von Rübsaamen[1]) bestärkt, der, von zoologischen Untersuchungen ausgehend, gleichfalls zu dem Schluss kommt, dass die Weidenrosetten vielleicht von verschiedenen Gallmückenarten hervorgerufen werden und daher „in Bezug auf ihre Erzeuger noch sehr eingehender Untersuchung bedürfen".

Die von *Salix fragilis* gesammelten Rosetten waren im allgemeinen der grösseren Form von *Salix alba* sehr ähnlich; doch übertrafen sie dieselben meistens noch beträchtlich an Umfang.

Durchschneidet man eine Weidenrosette der Länge nach, so sieht man (vergl. Fig. 1, Taf. XII), dass die Achse der Triebspitze

1) E. H. Rübsaamen, Die Gallmücken des königl. Museums für Naturkunde zu Berlin (Berl. entomolog. Zeitschr., XXXVII, 1892, p. 319—411). cf. p. 350.

durch die Einwirkung des Parasiten eine starke Stauchung und Verbreiterung erfahren hat. Der mediane Längsschnitt zeigt in mancher Beziehung ein ganz ähnliches Aussehen, wie der vieler Compositenköpfchen. Die Blattinsertionen liegen fast in einer Ebene, bisweilen ist der Scheitel etwas eingesenkt. Der grösste Querdurchmesser der Gallenachse übertrifft den des unverdickten Theiles des Zweiges um das drei- bis vierfache. Die Zahl der Blätter ist im Vergleich zu der einer normalen vegetativen Knospe sehr beträchtlich vermehrt. Während die Axillarknospen von *Salix alba*, einschliesslich der beiden verwachsenen Vorblätter, in der Regel nur etwa 10 bis 12 Blattanlagen im Winterzustande besitzen und die Endknospen wachsender Zweige eher noch weniger aufweisen, — im Herbst werden die Terminalknospen von *Salix* bekanntlich abgeworfen —, findet man an einer grösseren Gallenrosette bis 50 Blätter und mehr. Dies ist eine Blattzahl, wie sie an normalen Jahrestrieben entsprechender Ordnung nie erreicht wird. Nur an Wasserschösslingen findet man annähernd so hohe Blattzahlen. Es geht schon hieraus hervor, dass die Scheitelregion der inficirten Knospe durch den thierischen Reiz zunächst keine Hemmung, sondern vielmehr eine Förderung erleidet. In den untersuchten Entwicklungsstadien fand ich die Larve stets in einer durch die jüngeren Blätter umschlossenen, centralen Kammer, die nach dem Scheitel zu trichterförmig verlief und nach oben durch die nächst älteren Blätter gedeckt wurde. Am Grunde des Trichters sieht man die jüngsten Blatthöcker im Contact mit den nächst älteren hervorspriessen. Die Larven scheinen durch einen besonderen Instinct daran gehindert zu werden, die jüngsten Blattanlagen zu zerstören, um so für ihren „Gemüsegarten“ einen fortdauernden Zuwachs zu gewährleisten.

An ausgewachsenen normalen Zweigen von *Salix alba* und *fragilis* findet man die Blätter meistens nach der Divergenz $^3/_8$, seltener nach $^2/_5$ gestellt, während für andere Weidenarten gerade diese Divergenz die häufigere ist. Dass beide Divergenzen für die Blattstellung der Weiden die gewöhnlichen sind, finden wir schon von Alexander Braun[1]) vermerkt.

An den normalen Axillarknospen der Silber- und Bruchweide sind die Blattstellungsverhältnisse im wesentlichen dieselben, wie

1) Alexander Braun, Vergleichende Untersuchung über die Ordnung der Schuppen an den Tannenzapfen, als Einleitung zur Untersuchung der Blattstellung überhaupt (Nova Acta Acad. Caesar. Leop.-Carol., XV, I, 1831, p. 264).

ich sie früher für *Salix Caprea* beschrieben habe[1]). Die beiden lateralen Vorblätter sind zu einer Scheide verwachsen, die auf der dem Tragblatt zugewandten Seite eine bedeutend stärkere Basis als auf der dem Stamme zugekehrten Seite aufweist und somit die gleiche mechanische Wirkung ausüben muss, wie ein Blatt, dessen Mitte nach vorn fällt. Das dritte Blatt wird demnach auf der dem Stamme zugewandten Seite hervorspriessen müssen. Ob es mehr nach links oder mehr nach rechts gerichtet ist, wird durch die Asymmetrie des Blattwinkels bedingt. Als solche kommt hier besonders eine seitliche Verschiebung des Tragblattes in Bezug aut die durch die Knospe und den Stamm zu legende Mediane in Betracht.

Als Beispiel führe ich nähere Daten für eine Axillarknospe von *Salix alba* an, welche von demselben Baum stammt, an welchem ich die meisten der zu besprechenden grösseren Rosettengallen auffand. Sie wurde am 20. September 1901 vom Baum geschnitten. An dem die Knospe tragenden Zweige standen die Blätter nach der Divergenz $^3/_8$. Die Endknospe des Zweiges war bereits abgeworfen. Die untersuchte Axillarknospe war die oberste Knospe des Sprosses, würde also im folgenden Jahre das Zweig-Sympodium fortgesetzt haben. Ich wähle gerade eine solche Knospe als Beispiel, weil dieselben wohl am häufigsten von den in Rede stehenden Gallmücken angestochen werden. Das Tragblatt war in diesem Falle in Bezug auf die durch Stamm und Knospe zu legende Mediane ziemlich erheblich nach rechts verschoben. Das dritte Blatt der Knospe fiel demnach nach links-hinten. Bezeichnet man die Vorblätter mit den Ziffern 0 und 1, so folgte also Blatt 2 links-hinten, ferner Blatt 3 rechts, 4 links-vorn, 5 hinten u. s. w. in rechtsläufiger Spirale. Die Divergenzen waren im einzelnen noch recht ungleich. Sie wurden an einer mit der Camera lucida aufgenommenen Zeichnung des Querschnitts, der den Scheitel der Knospe enthielt, gemessen. Selbstverständlich können die Werthe nicht den Anspruch auf völlige Genauigkeit erheben, da die Wahl des Mittelpunktes des Stammes und der einzelnen Blätter immer eine etwas willkürliche bleibt. Doch genügen die erhaltenen Werthe, um sich ein ungefähres Bild von den Stellungsverhältnissen zu machen. In der folgenden Uebersicht bedeutet das Zeichen $\measuredangle$ 2, 3 die Divergenz

1) A. Weisse, Beiträge zur mechanischen Theorie der Blattstellungen an Axillarknospen (Flora, LXXII, 1889, p. 128, Taf. IV, Fig. 8).

zwischen den Blättern 2 und 3, S bedeutet „auf der Stammseite gelegen“, T = „auf der Tragblattseite gelegen“, l = links, r = rechts.

Beobachteter Divergenzwinkel	Abweichungen von dem Grenzwerth 137½°	Abweichungen von der Divergenz ⅖ = 144°	Abweichungen von der Divergenz ⅜ = 135°	Lage des Winkels
∡ 2,3 = 135°	— 2½°	— 9°	0°	S r
„ 3,4 = 126°	— 11½°	— 18°	— 9°	T r
„ 4,5 = 142°	+ 4½°	— 2°	+ 7°	S l
„ 5,6 = 108°	— 29½°	— 36°	— 27°	S r
„ 6,7 = 148°	+ 10½°	+ 4°	+ 13°	T l
„ 7,8 = 168½°	+ 31°	+ 24½°	+ 33½°	S l
„ 8,9 = 105°	— 32½°	— 39°	— 30°	T r
„ 9,10 = 147½°	+ 10°	+ 3½°	+ 12½°	T l

Da Blatt 10 in dieser Knospe gerade über Blatt 2 fiel, so ergiebt sich als durchschnittliche Divergenz für alle acht Winkel natürlich die Divergenz ⅜ = 135°. Doch sind die Abweichungen der einzelnen Winkel von diesem Werth im ganzen genommen ungefähr ebenso gross wie die von dem Grenzwerth der Hauptreihe (ca. 137½°). Dagegen ist die Abweichung von der Divergenz ⅖ = 144° entschieden eine erheblichere. Sie wurde auch durch den antidromen Verlauf aller an der Knospe zu verfolgenden 5er-Zeilen ohne weiteres klar. Die in der letzten Colonne aufgeführten Lage-Vermerke zeigen, dass die Blätter auf der rechten Seite etwas genähert, auf der linken Seite dagegen etwas entfernter stehen. Stamm- und Tragblattseite erweist sich dagegen ohne Beziehung zu der Grösse des beobachteten Divergenzwinkels. Offenbar hängt dieser Befund mit der Asymmetrie des Blattwinkels zusammen: die linke Seite der Knospe war bei der Verschiebung des Tragblattes nach rechts eben die freiere.

Als Contactzeilen treten an den Axillarknospen der Weiden allgemein die 1er- und 2er-Zeilen hervor. Schon auf den 3er-Zeilen ist der Regel nach kein Contact vorhanden.

Im weiteren Verlaufe der Entwickelung des Zweiges müssen sich natürlich die Einflüsse der Asymmetrie des Blattwinkels immer mehr und mehr verlieren. In der That zeigen Querschnitte durch die Endknospe eines normal wachsenden Zweiges schon eine grössere Regelmässigkeit. Doch sind auch hier im einzelnen noch Abweichungen vom Grenzwerth bis auf etwa 20° zu constatiren. Da in einer Endknospe nur etwa 6 bis 8 Blattanlagen zu finden sind,

so treten die Parastichen nur wenig hervor. Die Blätter stehen auf der 1er-Zeile nur mit den äussersten Rändern, dagegen auf den 2er- und 3er-Zeilen in innigem Contact. Schon die 5er-Zeilen lassen sich nur für einige Blätter verfolgen; jedenfalls verlaufen sie in der Knospe niemals orthostich und sind niemals Contactzeilen. Auch die 8er-Zeilen sind, soweit dies zu beurtheilen ist, im allgemeinen nicht Orthostichen. Es wird daher gewöhnlich, wie bei der Mehrzahl der Pflanzen, so auch bei den Weiden die Stellung der Blätter in der Knospe von der definitiven Anordnung am entwickelten Spross abweichen. Bekannntlich hat Teitz[1]) diese Frage näher studirt und gezeigt, dass die definitive Fixirung der Blattstellungen durch die Torsionswirkung der Blattspurstränge bewirkt wird. Wie sich der Uebergang in die $^2/_5$-Stellung gestaltet, hat Teitz für *Salix pentandra* nachgewiesen[2]). Ist die definitive Stellung $^3/_8$, so muss eine ähnliche Drehung statthaben, wie sie Teitz für *Linum usitatissimum* und *Euphorbia pilosa* beschrieben hat[3]).

Nachdem wir nun die Blattstellungsverhältnisse der normalen Weidenzweige und -Knospen kennen gelernt haben, können wir zu den an den Gallen beobachteten übergehen. Ich gebe zunächst eine Beschreibung der einzelnen Befunde.

A. Weidenrosetten der grösseren Form an *Salix alba*.

Exemplar I. Gesammelt in Schönow bei Zehlendorf an einem alten Baum am 1. September 1901. Die Galle stellte die missgebildete Endknospe eines kurzen Zweiges dar, an dem die normalen Laubblätter eine rechtsläufige Spirale bildeten, deren Divergenzen zwar noch ziemlich schwankend waren, aber doch der $^3/_8$-Stellung nahe kamen. Auch an der Galle setzte sich die rechtsläufige Spirale bis zum Scheitel fort. Die untersten Blätter am Gallenröschen entsprachen noch etwa der $^3/_8$-Stellung. Die dann folgenden grössten Blätter der Galle zeigten in ihren breiten Basen eine mehr oder weniger unregelmässige Querschnittform, so dass sich ihre Stellung im einzelnen nicht gut verfolgen lässt, doch

1) Paul J. Teitz, Ueber definitive Fixirung der Blattstellung durch die Torsionswirkung der Leitstränge (Inaug.-Dissert., Berlin, 1888).

2) a. a. O., p. 18.

3) a. a. O., p. 22 und 24.

fügten sie sich jedenfalls der rechtsläufigen Spiralstellung ohne besondere Unregelmässigkeiten ein. Die Blätter der mittleren Zone zeigten dagegen eine regelmässige Stellung. Fig. 2, Taf. XII giebt einen Querschnitt durch diesen Theil der Galle wieder, der dieselbe dicht über der Larvenkammer durchschneidet. Die Zwischenräume zwischen den Blattcontouren waren im Präparat zum grössten Theile durch Haare ausgefüllt. Die Numerirung ist so gewählt, dass einfach das älteste der gezeichneten Blätter mit 0 bezeichnet ist. Man sieht, wie die Blätter auf der 1er-Zeile nirgends, auf den 2er-Zeilen nur hie und da mit den äussersten Rändern in losem Contact stehen. Tiefer geführte Schnitte zeigten übrigens, dass die Blattbasen sich auch auf den 2er-Zeilen niemals berührten. Dagegen sind die 3er- und 5er-Parastichen stets Contactzeilen. Auch auf den 8ern fand in der Region der Blattbasen bisweilen Contact statt. Jedenfalls sind die 3er und 5er als die eigentlichen Contactzeilen der Galle anzusehen, während in den Endknospen normaler Triebe, wie oben erwähnt, dies die 2er und 3er, in den Axillarknospen gar die 1er- und 2er-Zeilen sind. Dementsprechend werden wir in der Galle auch eine weitergehende Annäherung an den Grenzwerth erwarten dürfen. Dieses zeigt schon der verhältnissmässig regelmässige Verlauf der Parastichen. In der Figur sind die 5er- und 8er-Zeilen durch punktirte Linien eingezeichnet, sie sind deutliche Schrägzeilen. Auch die 13er verlaufen noch schräg, dagegen sind wohl die 21er im allgemeinen als Orthostichen anzusehen. Es liegt also ungefähr die Divergenz $^8/_{21}$ vor, die vom Grenzwerth nur noch um 22 Minuten differirt. Tiefer geführte Schnitte zeigten, dass die Larvenkammer durch weissgelbe, im Verhältniss zu den vorangehenden stark verdickte Blätter umschlossen wird. Ihre Stellung schloss sich in diesem Falle in regelmässiger Weise an die voraufgehenden an.

Exemplar II. Sammelort und -zeit wie bei I. Die Rosette maass etwa $2^1/_2$ cm im Querdurchmesser. An dem Zweige, dessen Terminalknospe durch die Galle verbildet war, standen die normalen Laubblätter in rechtsläufiger Spirale mit der Divergenz $^3/_8$. Auch im unteren Theile der Galle schienen die Blätter dieser Anordnung zu folgen, soweit dies makroskopisch festzustellen war. Auf einem Querschnitt, der dicht über der Larvenkammer durch die Rosette geführt war, zeigte sich im allgemeinen dasselbe Bild, wie es bei Exemplar I beschrieben ist. Auch hier stellen die 3er und 5er die eigentlichen Contactzeilen dar. Die rechtsläufige

Spirale setzt sich ziemlich regelmässig bis in die Nähe des Larvenraumes fort. Im allgemeinen können hier auch die 21er-Zeilen noch nicht als Orthostichen gelten, so dass die Divergenz sich noch mehr dem Grenzwerthe nähert, als dies bei Exemplar I der Fall war. Kleinere Unregelmässigkeiten traten auf diesem Schnitte nur insofern hervor, als in drei Fällen die Deckung der Blattränder eine unregelmässige war. Nach der ungefähr Fig. 1, Taf. XII entsprechenden Numerirung wurde nämlich Blatt 4 von 6, Blatt 10 von 13 und Blatt 24 von 27 gedeckt. Auch die äusseren, stark verbreiterten Blätter der Rosette besassen zum Theil recht unregelmässig gefaltete Spreiten mit abweichender Deckung. Auf einem etwas tiefer geführten Querschnitt war schon die Larvenkammer getroffen. Der Schnitt enthielt mehr als 40 Blattdurchschnitte. Alle zu beobachtenden 34er-Zeilen konnten als Orthostichen angesehen werden, so dass also die Divergenz $^{13}/_{34}$ anzunehmen ist, die theoretisch den Grenzwerth nur noch um 8 Minuten übertrifft. Die den Larvenraum umgebenden Blätter waren zum Theil gebräunt, also wohl in Folge zu grosser Verletzungen seitens der Larve abgestorben. Dies trat noch deutlicher auf einem noch tiefer geführten Schnitt hervor, der die Galle dicht über dem Scheitel durchschnitt. Die äusseren Blätter waren hier zum grossen Theil schon unterhalb ihrer Insertion getroffen, der Scheitel war mithin ein wenig eingesenkt. In Fig. 3, Taf. XII ist der innere Theil dieses Schnittes abgebildet. Einige Blätter aus der Region, welche die Larvenkammer in dem nächst höheren Schnitt umschlossen, waren mehr oder weniger gebräunt und im Verhältniss zu andern Blättern dieser Zone als klein zu bezeichnen (vgl. die Blätter 12, 13, 18 und 19 von Fig. 3). Auf diese folgten nun verhältnissmässig grosse Blattanlagen, die, ähnlich wie bei Exemplar I, dick und fleischig erscheinen (Fig. 3, Blatt 21 u. folg.). Sie schliessen sich an die voraufgehenden Blätter mit deutlichem Contact an, können aber wegen der in diesem Falle allzu starken Grössenschwankung die begonnene Spiralstellung nicht mehr regelmässig fortsetzen. Nur bis zum Blatt 25 lässt sich noch die rechtsläufige Spirale allenfalls verfolgen. Blatt 26 steht diesem ungefähr opponirt, dann ist eher eine linksläufige Spirale zu construiren, deren Divergenzen allerdings ganz unregelmässig sind.

Exemplar III. Sammelort und -zeit wie bei I. An dem Zweige, der mit der Galle abschloss, zeigten die Laubblätter linksläufige Spiralstellung mit der Divergenz $^{3}/_{8}$. Auch in der Galle

blieb die Spirale bis zur jüngsten Blattanlage stets linksläufig. Ein dicht über der Larvenkammer geführter Schnitt bot im allgemeinen das Bild von Fig. 1 dar, nur verliefen natürlich alle Parastichen in gerade entgegengesetztem Sinne. Ueberall stehen die Blätter auf den 5er-Zeilen, aussen auch auf den 3er-Zeilen, mehr nach dem Scheitel hin aber auch auf den 8ern in Contact. Die Divergenz dürfte somit nicht weit von derjenigen entfernt sein, die dem Wechsel der Contactzeilen mit den Coordinationszahlen 3, 5 und 8 entspricht. Schwendener hat für starre, kreisförmige Organe für diesen „Sparren"-Wechsel die Divergenz auf 135° 55′ berechnet[1]). Diesem Werthe kommt von den bekannten Näherungsbrüchen, soweit sie bei diesen Contactverhältnissen möglich sind, der Bruch $^8/_{21}$ am nächsten, der sich von demselben nur um 1° 13′ unterscheidet. In der That konnten in diesem Falle die 21er-Zeilen als Orthostichen gelten, so dass, wie bei Exemplar I, die Divergenz $^8/_{21}$ anzunehmen ist. Die tiefer geführten Schnitte zeigten, dass auch hier die Larvenkammer durch fahle dicke Blätter gebildet wird, die nach oben divergiren und so einen trichterförmigen Raum bilden. Ich konnte beim Schneiden, nach Entfernung der Larve, am Grunde des Trichters den Stammscheitel mit den jüngsten Blatthöckern schon mit einer Lupe deutlich erkennen. In Fig. 4, Taf. XII ist ein Querschnitt, der die Larvenkammer in dieser Höhe traf, abgebildet. Die in den Trichter hinabführenden Innenseiten der Blätter sind durch Schraffirung kenntlich gemacht. Fig. 5, Taf. XII stellt einen noch tiefer geführten Schnitt dar, der den Scheitel der Galle enthält. Man sieht an diesem, wie sich die begonnene Spiralstellung bis zu den jüngsten Blatthöckern fortsetzt. Die Numerirung ist in beiden Figuren entsprechend.

Exemplar IV. Sammelort und -zeit wie bei I. Der Zweig, der mit der Galle abschloss, war nur kurz. Die Laubblätter standen an ihm in rechtsläufiger Spirale mit noch schwankenden Divergenzen, die im allgemeinen zwischen $^1/_3$ und $^3/_8$ zu liegen schienen. Auch an der Galle standen die Blätter in rechtsläufiger Spirale. Auf einem dicht über der Larvenkammer geführten Querschnitt traten überall die 5er als Contactzeilen hervor. Auch auf den 3er-Zeilen herrschte, mit wenigen Ausnahmen, Contact. Bei einigen Blättern war auch auf den 8er-Zeilen Contact vorhanden. Die 5er-, 8er- und 13er-Parastichen verliefen ziemlich regelmässig, dagegen waren

1) S. Schwendener, Mechan. Theorie der Blattstellungen. Leipzig, 1878, p. 16.

die 21er-Zeilen bald den 13ern homodrom, bald antidrom gerichtet, bald konnten sie als Orthostichen gelten. Jedenfalls verliefen sie stets ziemlich steil, sodass also auch hier eine $^8/_{21}$ nahe, wenn auch etwas unregelmässige Divergenz vorliegt. Auch sonst traten kleine Unregelmässigkeiten in der Deckung einiger Blätter hervor. Ueber die Stellung der innersten Blätter konnte nichts Näheres festgestellt werden, da diese im Präparatwasser zerfielen.

Exemplar V. Die auffallend grosse Galle wurde an einem alten Exemplar von *Salix alba* in Treptow bei Berlin am 27. August 1901 gesammelt. Die Rosette maass etwa 5 cm im Querdurchmesser. An dem mit der Galle abschliessenden Zweige standen die Laubblätter in rechtsläufiger Spirale mit der Divergenz $^3/_8$. Auch an der Galle war die Blattstellung durchgängig eine rechtsläufige Spirale mit einer sich dem Grenzwerthe nähernden Divergenz. Nach der Larvenkammer hin wurde die Stellung etwas unregelmässiger, da hier in einzelnen Theilen des der Beschreibung zu Grunde liegenden Querschnitts schon die 13er, in andern Theilen dagegen erst die 21er als Orthostichen erschienen. Auch der Verlauf der 5er- und 8er-Parastichen war in dieser Zone etwas unregelmässig. Als Contactzeilen traten im allgemeinen die 3er und 5er auf.

B. Weidenrosetten der kleineren Form an *Salix alba*.

Exemplar I. Gesammelt in Zehlendorf an einem jüngeren in einem Garten kultivirten Baum am 28. August 1901. An dem mit der Galle abschliessenden Zweige standen die Blätter in rechtsläufiger Spirale mit der Divergenz $^3/_8$. Auch in der Galle verlief die Spirale rechtsläufig. Fig. 6, Taf. XII giebt einen Querschnitt wieder, der die Galle in mittlerer Höhe der Larvenkammer getroffen. Ueberall stehen die 3er- und 5er-Zeilen in Contact. Die 21er sind im allgemeinen als Orthostichen anzusehen, was also etwa der Divergenz $^8/_{21}$ entsprechen würde. Blatt 21 wird in unregelmässiger Weise durch 23 gedeckt.

Drei andere Gallen vom selben Baum zeigten im wesentlichen das gleiche Verhalten.

Exemplar II. Gesammelt in Schönow bei Zehlendorf an einem jungen in einem Garten kultivirten Strauch am 1. September 1901. Sowohl an dem mit der Galle abschliessenden Zweige als auch an dieser selbst folgten die Blätter einer rechtsläufigen Spirale.

Die Divergenz kann am Zweige wieder mit $^{3}/_{8}$, an der Galle im allgemeinen mit $^{8}/_{21}$ bezeichnet werden; doch traten bei dieser manche Unregelmässigkeiten hervor, indem theilweise schon 13er- oder gar 8er-Zeilen ziemlich orthostich verliefen. Als Contactzeilen traten allgemein die 2er- und 3er-Zeilen auf. Nur ausnahmsweise war bei einigen Blättern auch auf den 5er-Zeilen Contact. Somit waren die Coordinationszahlen der wirksamen Dachstuhlsparren in diesem Falle um eine Stufe niedriger als bei den übrigen Gallen. Hiermit ist die Möglichkeit einer grösseren Abweichung vom Grenzwerth gegeben. Die den Coordinationszahlen 2 und 3 entsprechende Schwingung der Dachstuhlspitze liegt zwischen 128°34′ und 142°6′, lässst also die Divergenz $^{3}/_{8} = 135°$ zu, während für die den Coordinationszahlen 3 und 5 entsprechende Schwingung, die zwischen 142°6′ und 135°55′ liegt, die Divergenz $^{3}/_{8}$ unmöglich wäre[1]). Vielleicht hängt dieses geringe Vorrücken der Contactzeilen in diesem Falle damit zusammen, dass die Galle „taub“ war: die Larvenkammer war bereits leer, der Scheitel abgetrocknet.

Exemplar III. Fundort und -zeit wie bei dem vorigen Exemplar. An dem mit der Galle abschliessenden Zweige standen die Blätter in linksläufiger Spirale mit der Divergenz $^{3}/_{8}$. Auch an der Galle setzte sich die Spirale mit der gleichen Wendung fort. Die Divergenz lag jedenfalls dem Grenzwerthe nahe, konnte aber nicht genauer bestimmt werden, da sich in dem Querschnittspräparat die mittleren Blätter verschoben hatten. Jedenfalls verliefen die 8er- und 13er-Zeilen so, wie es eine dem Grenzwerth nahe Divergenz verlangt. Im äusseren Theil der Rosette war noch auf den 2er-Zeilen, in der mittleren Zone nur auf den 3er- und 5er-Zeilen Contact vorhanden.

C. Weidenrosetten von *Salix fragilis*.

Exemplar I. Gesammelt in Wannsee an einem alten Baum am 8. September 1901. Die Galle war ausserordentlich gross, die Rosette maass etwa 8 cm im Querdurchmesser. Sowohl an dem die Galle tragenden Zweige als auch an dieser selbst standen die Blätter in rechtsläufiger Spirale. Die Divergenz war am Zweige etwa $^{3}/_{8}$, an der Galle im äusseren Theil ungefähr $^{5}/_{13}$, im inneren Theil dem Grenzwerthe noch näher stehend, indem hier auch die 13er- und

1) Vergl. Schwendener, Mechan. Theorie d. Blattstellungen, p. 16.

21er-Zeilen noch nicht als Orthostichen gelten konnten. Die äusseren Blätter waren zum Theil in ihrer Basis von unregelmässiger Form und berührten sich auch auf den 2er-Zeilen. In der mittleren Zone waren im allgemeinen 3er- und 5er-, noch mehr nach dem Innern hin 5er- und 8er-Zeilen in Contact.

Exemplar II. Sammelort und -zeit wie bei I. Auch diese Rosette war recht gross, ihr Querdurchmesser betrug etwa 7 cm. An dem mit der Galle abschliessenden Zweige standen die Blätter in linksläufiger Spirale mit einer der $^1/_3$-Stellung nahen Divergenz. Im oberen Theile näherte sich dieselbe mehr der $^3/_8$-Stellung. An der Galle setzte sich die linksläufige Spirale fort, ihre Divergenz lässt sich für die mittlere Zone wohl durch $^8/_{21}$ ausdrücken, doch fehlte es nicht an manchen Unregelmässigkeiten, so verliefen stückweise schon einige 8er-Zeilen ungefähr orthostich. Im allgemeinen sind die 3er- und 5er-Zeilen, im Innern aber auch die 8er als Contactzeilen zu bezeichnen. Während der Zweig unterhalb der Galle nur 2 bis $2^1/_2$ mm stark war, betrug der Stamm-Durchmesser in der Galle 8 mm, so dass also eine Verbreiterung um das Drei- bis Vierfache zu constatiren ist.

Die an den Weidenrosetten beobachteten Blattstellungs-Verhältnisse entsprechen im wesentlichen denen, die auch sonst an gestauchten Achsen mit gedrängt stehenden Seitenorganen zu finden sind, und schliessen sich in so fern nur als neue Beispiele an die in der Blattstellungslehre von jeher beliebten Objecte, wie Tannenzapfen, Compositenköpfchen etc., an. Das Interessante an ihnen ist jedoch der Umstand, dass hier durch einen thierischen Eingriff, also durch eine äussere Störung der normalen Entwickelung, derartige Stellungsverhältnisse entstehen, während solche unter normalen Bedingungen an diesen Pflanzen überhaupt nicht zu beobachten sind. Für die mechanische Theorie der Blattstellungen hat diese Thatsache nichts auffallendes: aus den veränderten mechanischen Bedingungen muss eben auch eine veränderte Blattanordnung resultiren. Für die gegnerische Auffassung aber, welche für die Blattstellung nur die Wirkung innerer Kräfte gelten lassen will, bliebe eben nur die Annahme übrig, dass durch den thierischen Reiz das Idioplasma, um mit den Worten Schwendener's zu reden, zu dieser grösseren „Leistung in der Präcisionsmechanik“[1]) an-

1) S. Schwendener, Zur Theorie der Blattstellungen (Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. zu Berlin, 1901, p. 562).

geregt würde. Diejenigen Gegner endlich, welche die Blattanordnung teleologisch erklären wollen, müssten jedenfalls zuerst den Nutzen nachweisen, den die Weide oder aber die Gallmücke daraus ziehen könnte, dass die Divergenz der Blätter an der Galle eine grössere Annäherung an den Grenzwerth erfährt. Gewiss haben wir bei der Gallenbildung weitgehende Anpassungen zu constatiren; — ich rechne hierhin z. B. die Verbreiterung des Stammes und die Vermehrung der Blätter, wodurch die Galle erst ein rechtes „Nest" und ein geeigneter „Gemüsegarten" für die Larve wird; — aber man würde doch zu weit gehen, wollte man alles und jedes an diesen Gebilden einfach als Anpassungserscheinung erklären.

Die veränderten mechanischen Bedingungen, die wir an den Weidenrosetten beobachten, lassen sich kurz als Verminderung der relativen Grösse der Seitenorgane zusammenfassen. Denn da der Stammdurchmesser eine Vergrösserung und die Zahl der Blätter eine Vermehrung erfahren hat, ohne dass ihre Querschnittsform eine wesentlich andere geworden wäre, so muss eben ihre relative Grösse, d. h. das Verhältniss des Blattdurchmessers zum Stammumfang, kleiner werden. Wie die Beobachtung lehrt, ist die Grössenänderung bei den Weidenrosetten, von einzelnen Ausnahmen abgesehen, nicht eine sprungweise, sondern eine allmähliche und im allgemeinen gleichmässige. Es muss mithin das regelmässige Spiel der Dachstuhlverschiebungen eintreten, wie es Schwendener in seinem grundlegenden Werk über die mechanische Theorie der Blattstellungen[1]) entwickelt hat. Als Ausgangsstellung ist die an normalen Weidenknospen zu beobachtende Blattanordnung gegeben. Wir haben als solche eine Spiralstellung der Hauptreihe mit noch ziemlich ungleichmässigen Divergenzen kennen gelernt, die im Durchschnitt etwa um $^3/_8$ und $^5/_{13}$ schwankten. Als Contactzeilen waren an den Axillarknospen die 1er- und 2er-Zeilen, an den Endknospen wachsender Zweige auch die 2-er und 3er-Zeilen zu constatiren. Dies sind also die Sparren des zunächst wirkenden Dachstuhls. Die Grössenabnahme der Organe bedingt nun bekanntlich dieselben Veränderungen, wie ein auf das System wirkender longitudinaler Druck. Es muss also ein allmähliches Vorrücken der Contactzeilen und hiermit eine fortschreitende Annäherung an den Grenzwerth der Hauptreihe eintreten. Aus den

1) S. Schwendener, Mechanische Theorie der Blattstellungen, Leipzig, 1878. p. 11 u. f.

mitgetheilten Daten geht nun hervor, dass in den Gallen meistens die 3er- und 5er-Zeilen, bei den grössten Exemplaren auch die 5er- und 8er-Parastichen Contactzeilen waren. Es ist mithin ein ein- bis dreimaliger Sparrenwechsel anzunehmen. Die hiermit verbundene Annäherung an den Grenzwerth wird am besten aus der folgenden Uebersicht der Maximal- und Minimal-Divergenzen kreisförmiger Organe erkenntlich, die ich den bekannten Berechnungen Schwendener's[1]) entnehme.

Contactlinien	Divergenz	Oscillationsweite
1er, 1er und 2er	180° —	51° 26′
1er, 2er und 3er	128° 34′	13° 32′
2er, 3er und 5er	142° 6′	6° 11′
3er, 5er und 8er	135° 55′	2° 13′
5er, 8er und 13er	138° 8′	

Während in der normalen Knospe die Verhältnisse so liegen, dass die möglichen Schwankungen sich innerhalb der ersten oder zweiten Oscillationsweite bewegen dürfen, ist für die Gallen mittlerer Grösse dieser Spielraum schon auf 6°11′, für die grössten Rosetten sogar auf 2°13′ eingeschränkt. Für diese ist von den bekannten Partialwerthen des Kettenbruchs der Bruch $^{8}/_{21}$ bereits der niedrigste, der überhaupt noch möglich ist. In sehr anschaulicher Weise werden diese Verhältnisse durch die bekannte Zickzacklinie illustrirt, die Schwendener im Jahre 1883 veröffentlicht hat[2]).

Ich möchte an dieser Stelle mit wenigen Worten auf Bemerkungen von Hans Winkler[3]) eingehen, welche die relative Grösse der Organe betreffen. Auf einige weitere Punkte der Arbeit komme ich vielleicht zurück, wenn der in Aussicht gestellte zweite Theil der Abhandlung vorliegt. Hier interessirt uns nur der Abschnitt der Winkler'schen Schrift, welcher die relative Grösse der Anlagen behandelt. Wie wir sahen, ist bei den Weidenrosetten die Abnahme der relativen Grösse der Blätter der eigentliche Grund für die Annäherung der Divergenz an den Grenzwerth.

1) Schwendener, Mechan. Theorie d. Blattstellungen, p. 16.

2) S. Schwendener, Zur Theorie der Blattstellungen (Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. zu Berlin, 1883, p. 741. — Gesammelte Botan. Mittheilungen I, p. 105, Taf. VII, Fig. 1).

3) Hans Winkler, Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen I. (Jahrb. f. wiss. Botan., XXXVI, 1901, p. 1—79).

Nun glaubt aber Winkler, gleichfalls auf Beobachtungen gestützt, zu dem Schlusse kommen zu müssen, dass Aenderungen der relativen Grösse der Anlagen keine Stellungsänderungen zu bedingen brauchen. Er hebt allerdings ganz richtig hervor, dass dies nur bei mangelndem Contact möglich ist. Die Schwendener'sche Deduction, dass bei unmittelbarem Anschluss durch Aenderungen in der relativen Grösse der Anlagen oder Entwicklungsfelder auch Stellungsänderungen eintreten müssen, giebt Winkler unumwunden zu[1]).

Sehen wir uns nun etwas näher die Beobachtungen an, auf die sich die Winkler'sche Ansicht stützt. Als erstes Beispiel bildet er[2]) eine Anzahl von Scheiteln von *Linaria purpurea* ab. „Sie sind nahezu gleich gross, auch die Anlagen sind ungefähr gleich gross. Das Verhältniss der Anlagengrösse zum Scheitelumfang, also die relative Grösse ist demnach in allen drei Fällen dieselbe. Trotzdem hat der eine vier-, der andere fünf- und der dritte sechsgliedrige Quirle gebildet.“ Alles dieses ist ganz richtig. Aber wenn Winkler nun fortfährt: „Mithin ist hier die relative Grösse ohne Einfluss auf die Blattstellung, diese kümmert sich sozusagen gar nicht um sie“, so lässt er eben einen sehr wichtigen Factor gänzlich ausser Acht. Denn die mechanische Theorie der Blattstellungen behauptet selbstverständlich nur, dass bei gleicher Basis die gleiche relative Grösse der Blattanlagen auch dieselbe Stellung bedingt. Hier sind aber eben die Basen verschieden: das eine Mal sind vier, das zweite Mal fünf, das dritte Mal sechs Contactkörper vorhanden. Da kann natürlich auch die Stellung nicht anders ausfallen, als dass jedesmal gleichzählige alternirende Quirle, also im ersten Falle vier-, im zweiten fünf- und im dritten Falle sechsgliedrige Quirle auftreten.

Ganz dasselbe gilt für die andern Winkler'schen Abbildungen der Scheitel von *Linaria purpurea*, welche zeigen sollen, dass, wenn das Verhältniss zwischen Organdurchmesser und Scheitelumfang verschieden ist, dessen ungeachtet die Blattstellung gleich sein kann[3]). Auch hier ist offenbar nicht auf die Basis die gebührende Rücksicht genommen worden. Denn diese ist eben in den verglichenen Fällen gleichartig, nämlich entweder ein vier- oder fünfgliedriger Blattquirl, und die Unterschiede in der relativen Grösse der Anlagen sind nicht so erheblich, dass die Neuanlagen

1) Winkler, a. a. O., p. 34.

2) l. c., p. 40 und Taf. III, Fig. 27—31.

3) l. c., p. 41 und Taf. III, Fig. 27—33.

nicht neben einander, im Anschluss an die Contactkörper Platz hätten. Nichts hindert also das Zustandekommen der gewöhnlichen Alternation. Im übrigen erscheint es mir aber auch noch zweifelhaft, ob Winkler wirklich immer vergleichbare Scheitelansichten vorführt, nämlich solche, bei denen die Blattanlagen genau das gleiche Alter besitzen. Doch möchte ich hierauf an dieser Stelle nicht weiter eingehen.

Nun könnte Winkler vielleicht behaupten, er hätte die Basis absichtlich ausser Acht gelassen, da ja nach seiner Meinung bei *Linaria purpurea* die Blätter ohne Contact angelegt würden[1]). Ja dann sieht man eben, zu welchen paradoxen Consequenzen eine solche fehlerhafte Annahme führt. Denn dass diese Annahme falsch ist, erscheint mir sowohl nach den Winkler'schen Figuren selbst, als besonders nach der von Schwendener veröffentlichten Scheitelansicht[2]) ganz sicher. Daran kann auch eine in selbstbewusstem Ton gehaltene Erwiderung[3]) nichts ändern. Doch würde ich zu weit von meinem Thema abkommen, wollte ich hier auf die so viel umstrittene Contactfrage ausführlich eingehen.

II. Gallen von Cecidomyia Taxi auf *Taxus baccata.*

Auch diese Gallen stellen im Zustande ihrer höchsten Entwicklung rosettenförmige Blätterschöpfe dar. Die Blätter sind kürzer, aber breiter als die normalen Nadeln und zeichnen sich durch eine hellere Farbe aus[4]). Zur Untersuchung der Blattstellung eignen sie sich am besten kurz vor der Entfaltung der Blätter. Die stark deformirten Triebspitzen haben dann etwa das Aussehen von kleinen Hopfenzapfen.

Auf medianen Längschnitten durch die Galle erkennt man, dass die Achse, ähnlich wie bei den Weidenrosetten, eine starke Stauchung und Verbreiterung erfahren hat (vergl. Fig. 13, Taf. XIIIa).

1) H. Winkler, Untersuch. zur Theorie der Blattstellungen I. (Jahrb. f. wiss. Botan., XXXVI, 1901, p. 12).

2) S. Schwendener, Zur Theorie der Blattstellungen (Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. zu Berlin, 1901, p. 562).

3) H. Winkler, Zur Theorie d. Blattstellungen [Erwiderung an Schwendener] (Botan. Ztg., 59, II, 1901, p. 280—284).

4) Vergl. D. H. R. von Schlechtendal, Die Gallbildungen (Zoocecidien) der deutschen Gefässpflanzen (Jahresbericht d. Ver. f. Naturkunde zu Zwickau, Jahrg. 1890 [erschienen 1891], p. 5).

Die Larve befindet sich auch hier in einem centralen Hohlraum dicht über dem Scheitel.

Auch durch Abpräpariren der Blätter erhält man anschauliche Bilder von der veränderten Form der Stammspindel. Dieselbe ist nach dem Scheitel hin stets etwas vorgewölbt und nicht so flach wie bei *Salix*. Bei den noch nicht geöffneten Gallen fand ich die Achse eiförmig, etwa 2,5 bis 3 mm lang und 1,8 bis 2,5 mm breit. Nach Entfaltung der Blattrosette verlängert sich die Spindel auf 7 bis 8 mm, während sie in der Breite unverändert bleibt. Es treten so die anfangs sich eng berührenden Blätter dann ausser Contact. Der Querdurchmesser der Gallenachse übertrifft den Durchmesser normaler gleichalteriger Zweige etwa um das Dreifache.

Aehnlich wie an den Weidenrosetten, findet auch an denen von *Taxus* eine beträchtliche Vermehrung der Blätter statt. Ich untersuchte zum Vergleich die Blattzahl einiger normaler Zweige möglichst gleicher Ordnung und fand an diesen für die grünen Nadeln des letzten Jahrestriebes die folgenden Zahlen:

20, 24, 25, 27, 29, 30, 31, 38, 41, 42, 46, 54,

so dass also im Durchschnitt etwa 34 grüne Blätter anzunehmen sind. Hierzu kommen noch 12 bis 20, im Durchschnitt also 16, Schuppenblätter am Grunde des Zweiges, so dass die Gesammtzahl der Blätter eines Jahrestriebes auf 32 bis 74, im Durchschnitt also auf etwa 50 Blätter zu veranschlagen ist. Entsprechende Abzählungen an einigen Gallen ergaben für die Schuppenblätter wieder die Zahlen 12 bis 20, dagegen die Gesammtzahlen

89, 90, 96, 120, 124,

also im Durchschnitt etwa 100 Blätter. Es ist mithin die Zahl der Blätter an einer Galle etwa doppelt so gross als an einem normalen Triebe.

An ausgewachsenen normalen Zweigen der entsprechenden Ordnung stehen die Nadeln bei *Taxus baccata* gewöhnlich nach der Divergenz $^5/_{13}$, seltener kommen auch die Divergenzen $^3/_8$ und $^2/_5$ oder Stellungen der Nebenreihen vor. In den Terminalknospen nähert sich die Divergenz meistens mehr dem Grenzwerth, doch finden sich im einzelnen oft noch erhebliche Abweichungen, die zum grössten Theil wohl mit der Lage des Zweiges zum Horizont zusammenhängen. Jedenfalls tritt beim Strecken der Knospen auch hier meistens eine schwache Torsion ein. Im Herbst sind in den Knospen bereits alle sich im nächsten Jahre entfaltenden Blätter angelegt, wie es ja für die Mehrzahl unserer

Holzgewächse als Regel gelten kann[1]). Die Hüllblätter stehen in der Herbstknospe im allgemeinen auf den 2er- und 3er-Zeilen, die Laubblattanlagen dagegen auf den 3ern, 5ern und theilweise auch auf den 8ern in Contact. Hin und wieder verlaufen wohl schon 13er, häufiger die 21er-Zeilen annähernd orthostich, so dass etwa die Divergenz $^{8}/_{21}$ anzunehmen ist.

Die im folgenden näher beschriebenen Gallen wurden von mir auf dem „Rigiblick" bei Weggis am Vierwaldstätter See am 24. Juli 1901 gesammelt. Sie stammen von einem älteren *Taxus*-Strauch, der als Unterholz in dem hauptsächlich aus echten Kastanien und Fichten bestehenden Walde wuchs. An ihm befanden sich die Gallen gerade in dem für die Untersuchung der Blattstellung geeigneten Entwicklungszustand, während Gallen, die ich gleichfalls in Weggis schon am 15. Juli an einer sonnigen Hecke nahe am Seeufer gesammelt hatte, bereits zu weit vorgeschritten waren. Ob nur die schattige Lage des erstgenannten Standortes oder auch die um einige hundert Meter grössere Seehöhe desselben die langsamere Entwicklung der Gallen veranlasst hat, wage ich nicht zu entscheiden.

Exemplar I. An dem mit der Galle abschliessenden Zweige standen die Nadeln in rechtsläufiger Spirale mit der Divergenz $^{5}/_{13}$. Auch an der Galle setzte sich die rechtsläufige Spiralstellung fort. Die ganze Rosette war wenig über 1 cm lang und maass etwa 8 mm im grössten Querdurchmesser. Der gezeichnete Querschnitt (Fig. 10, Taf. XIII a) ist dicht unter dem Scheitel geführt worden. Der peripherische Theil des Schnittes zerfiel im Präparatwasser, da die durchschnittenen Blätter nicht mehr in festem Contact standen. Die Numerirung ist daher eine willkürliche, es wurde wiederum das älteste gezeichnete Blatt mit der Nummer 0 versehen. Im äusseren Theile der Zeichnung hat sich der Contact auch schon etwas gelöst, doch sieht man deutlich, dass er im allgemeinen auf den 5er- und 8er-Zeilen bestanden hat. Nahe am Scheitel treten noch die 3er-Parastichen als Contactzeilen hinzu. Die 13er verlaufen noch überall deutlich schief, dagegen sind meistens schon die 21er-Zeilen als orthostich anzusehen. Es liegt also etwa $^{8}/_{21}$-Divergenz vor.

Exemplar II. Die Galle hatte ungefähr die gleiche Grösse wie Exemplar I. Auch an ihr standen die Blätter in rechtsläufiger Spirale mit einer dem Grenzwerth nahen Divergenz. Im all-

1) Vergl. Ernst Küster, Ueber das Wachsthum der Knospen während des Winters (Fünfstück's Beitr. z. wiss. Botan., Bd. II, 1898, p. 413).



gemeinen war wieder auf den 5er- und 8er-, zum Theil auch auf den 3er-Zeilen Contact vorhanden. Einige der 8er- und 13er-Parastichen verliefen ziemlich unregelmässig. Im übrigen konnten bald die 21er-. bald die 34er-Zeilen als orthostich gelten.

Exemplar III. Die Galle war verhältnissmässig klein, ihre Blätter auffallend stark verbreitert. Auf einem durch dieselbe, dicht über dem Scheitel, geführten Querschnitt, der gerade die Larvenkammer durchschnitt, liess sich schön der Verlauf der Parastichen verfolgen. Die in der äusseren Region zum Theil etwas unregelmässig verlaufenden 8er- und 13er-Zeilen nehmen nach dem Innern zu eine immer regelmässigere Richtung an. Im allgemeinen herrschte auf den 3er- und 5er-Zeilen, dagegen nirgends auf den 8er-Zeilen Contact. Theilweise konnten im Innern schon die 13er-Zeilen, zum grössten Theil aber erst die 21er-Zeilen als ungefähr orthostich gelten.

Exemplar IV. Die Rosette war von mittlerer Grösse. Sowohl an dem sie tragenden Zweige als auch an der Galle selbst standen die Blätter in rechtsläufiger Spirale. Die Divergenz betrug am vorjährigen Triebe $^5/_{13}$, an der Galle näherte sie sich sehr beträchtlich dem Grenzwerth. In Fig. 12 auf Taf. XIII a ist der innerste Theil eines Querschnitts wiedergegeben, der dicht über dem Scheitel geführt wurde. Wie man sieht, sind hier die 3er- und 5er- die Contactzeilen. Im peripherischen Theile der Galle war auch auf den 8ern allgemein Contact vorhanden. Im allgemeinen können in diesem Falle auch die 21 er-Zeilen noch nicht als Orthostichen angesehen werden. Es ist also für die Divergenz eine über den Näherungsbruch $^8/_{21}$ hinausgehende Annäherung an den Grenzwerth zu constatiren.

Exemplar V. Die Galle war in diesem Falle aus einer inficirten Axillarknospe hervorgegangen. Sie wurde von 15 mehr oder weniger schuppenförmigen Blättern umhüllt, von denen etwa die Hälfte braun, die andern schon fahl grün gefärbt waren. Es wurden diese und noch 45 grüne Blätter abpräparirt und dann der in Fig. 11 (Taf. XIII a) gezeichnete Querschnitt angefertigt. In demselben ist das mit 0 bezeichnete Blatt das 63. der ganzen Galle. Die Blätter stehen in rechtsläufiger Spirale nach einer dem Grenzwerth der Nebenreihe

1, 3, 4, 7, 11, 18, 29 . . . .

nahen Divergenz. Als Contactzeilen sind die 3er-, 4er- und 7er-Parastichen zu bezeichnen. Sowohl die 11er- als auch die 18er-

Zeilen verlaufen noch deutlich schräg, dagegen können wohl die 29er als Orthostichen gelten, so dass also etwa die Divergenz $^{8}/_{29}$ anzunehmen ist. Dieser Bruch drückt bekanntlich für die Nebenreihe denselben Grad der Annäherung aus, wie der Bruch $^{8}/_{21}$ für die Hauptreihe; er ist nur um etwa 21 Minuten kleiner als der Grenzwerth 99° 30′.

Die mitgetheilten Beobachtungen zeigen, dass die Blattstellung an den Rosettengallen der Eibe sich nicht wesentlich von der in normalen vegetativen Knospen unterscheidet. Zwar findet bei diesen Gallen auch eine beträchtliche Verbreiterung der Achse statt, aber auch die Blätter nehmen an dieser Verbreiterung Theil. In zur Achse radialer Richtung wachsen sie dagegen weniger stark, so dass ihre Querschnittsform, den normalen Blättern gegenüber, als eine flachere zu bezeichnen ist. So wird es möglich, dass die Zahl der Blätter grösser wird, ohne dass ihre relative Breite abnimmt. Es tritt folglich in den mechanischen Factoren etwa dieselbe Veränderung ein, wie wenn ein aus Kreisen construirtes Schema in ein solches mit gleich breiten quergestellten Ellipsen übergeht. Wie Schwendener näher entwickelt hat[1]), variiren in diesem Falle die Divergenzen, welche von einem Wechsel von Contactlinien bis zum nächstfolgenden zu Stande kommen, jeweilen zwischen denselben Grenzwerthen, wie bei kreisförmigen Organen. Wir können es hiernach verstehen, wie in den Gallen, trotz vorwiegenden Dickenwachsthums des Stammes, im allgemeinen dieselben Contactzeilen und Divergenzen wie in den normalen Knospen auftreten. Hier wie da waren es bei Stellungen nach der Hauptreihe die 3er-, 5er- und 8er- Parastichen, welche die Contactzeilen bildeten, hier wie da liess sich die Divergenz ungefähr durch den Näherungsbruch $^{8}/_{21}$ ausdrücken.

III. Gallen von Andricus fecundatrix auf *Quercus Robur.*

Diese unter dem Namen „Eichenrosen“ oder „Artischockengallen“ bekannten Gebilde stellen vegetative Knospen dar, die durch den Stich einer Gallwespe zu abnormem Wachsthum angeregt sind. „Alle Knospenschuppen,“ sagt Schlechtendal[2]) in der Beschreibung

1) Schwendener, Mechan. Theorie der Blattstellungen. Leipzig 1878, p. 33.

3) D. H. R. von Schlechtendal, Die Gallbildungen der deutsch. Gefässpflanzen (a. a. O., p. 24).

dieser Galle, „sind stark vergrössert und umschliessen als zapfenförmige Knospe eine kleine braune, eichelförmige, harte Innengalle, welche zur Zeit der Reife der zurückbleibenden Hülle („Eichenrose") entfällt". Diese Beschreibung, welche im übrigen die Galle trefflich charakterisirt, könnte den Glauben erwecken, dass die Vergrösserung der Knospenschuppen und die Bildung der Innengalle die einzigen durch den Reiz des Thieres bedingten Veränderungen morphologischer Art wären. Dem ist aber nicht so, vielmehr kommt auch hier, und zwar in noch beträchtlicherem Maasse als bei den besprochenen *Salix*- und *Taxus*-Gallen, eine starke Vermehrung der Blätter auf das Conto des Thierreizes[1]).

Durchschneidet man eine Eichenrose der Länge nach, so sieht man, dass die Achse auch in diesem Falle eine bedeutende Dickenzunahme erfahren hat. Der grösste Querdurchmesser derselben übertrifft den des unverdickten Zweiges um das Vier- bis Fünffache. Die Insertionsflächen der Blätter liegen in einer flach napfförmigen Fläche, die bei den einzelnen Exemplaren zwar bedeutende Verschiedenheiten in der Form aufweisen kann, aber immer darin übereinstimmt, dass sie sich zuerst eiförmig erweitert, um dann sich ziemlich plötzlich abzuflachen und nach der Innengalle hin sich einzusenken. Als Beispiel mag die in Fig. 7, Taf. XII wiedergegebene Skizze eines medianen Längsschnittes dienen, bei welcher die Stammoberfläche durch die punktirte Linie angedeutet ist. Doch sind die Gallen keineswegs immer so symmetrisch gebaut, wie in diesem Falle, sondern zeigen häufig bereits in der Form der Stammoberfläche bedeutende Unregelmässigkeiten (vergl. Fig. 8, Taf. XII). Die äussere, ansteigende Zone der Gallenachse dient denjenigen Blattschuppen als Insertionsfläche, die schon in der normalen Knospe zur Zeit des Wespenstiches angelegt waren. Dagegen wird die mittlere, flache Zone von vielen kleinen, in ihren Insertionsformen recht verschiedenen Blattgebilden besetzt, die erst nach dem Insectenstich dem Scheitel entspriessen. Den innersten, centralen Theil der Stammoberfläche endlich nimmt die Innengalle ein, die nach Frank den veränderten Vegetationskegel der Achse darstellt[2]).

Bekanntlich stehen die Laubblätter in den Zweigen von *Quercus* gewöhnlich nach der $^2/_5$-Divergenz. Auch die Schuppen-

1) Vergl. A. B. Frank, Die Krankheiten der Pflanzen. Breslau 1880, p. 773.
2) l. c., p. 774.

blätter der vegetativen Knospen folgen im allgemeinen dieser Anordnung; doch muss man hierbei, wie dies schon Alexander Braun bemerkt[1]), berücksichtigen, dass sie Stipulargebilde sind, und somit immer je zwei von ihnen zusammenrechnen. Den äusseren Schuppen fehlt die Lamina gänzlich; erst bei den jungen Laubblättern sind Haupt- und Nebenblätter gleichmässig entwickelt. Die Lamina wird stets von den Stipulis gedeckt, während die Deckung der Nebenblätter derart ist, dass immer das in der Richtung der Grundspirale vorangehende das folgende deckt. Auch die in den Knospen angelegten Laubblätter folgen der $^2/_5$-Stellung. Meistens sind in den Axillarknospen während der Winterruhe nur 8 bis 10 Laubblätter angelegt, und auch die Terminalknospen besitzen gewöhnlich nicht mehr Blattanlagen. Dieselben stehen aussen nur auf der 1er- und den 2er-Zeilen, dicht am Scheitel auch auf den 3er-Zeilen in Contact.

Die Blattstellungsverhältnisse der Gallen werden am besten wieder durch die Besprechung einiger Einzelfälle erläutert.

Exemplar I. Die Galle wurde an einem jüngeren Baum unweit Wannsee am Waldwege von Dreilinden nach Kohlhasenbrück am 19. August 1901 gesammelt. Sie war noch vollständig geschlossen und zeigte etwa das Aussehen einer Artischockenknospe. Ihr grösster Querdurchmesser betrug etwa 13 mm. Die Schuppenblätter zeigten in dieser Region eine sehr regelmässige, rechtsläufige Spiralstellung, deren Divergenz sich dem Grenzwerth der Hauptreihe beträchtlich nähert. Die 5er- und 8er-Zeilen traten bei äusserer Betrachtung der Galle als sinnfällige Parastichen hervor. Sowohl die 13er- als auch die 21er-Zeilen verliefen deutlich schräg, erst die 34er konnten als Orthostichen angesehen werden, so dass sich hier also die Divergenz $^{13}/_{34}$ ergiebt. Auf Querschnitten liess sich nun leicht verfolgen, wie die Stellung nach dem Innern zu bald Unregelmässigkeiten darbot. Die Blätter werden, wie schon erwähnt, in ihren Querschnittsgrössen bald auffallend klein und vielfach schwankend. Obgleich sie in ihren Basaltheilen in innigem Contact stehen, resultirt so nicht mehr eine regelmässige Anordnung, sondern es kommt bald hier, bald dort eine neue Parastiche hinzu oder wohl auch in Wegfall. In unserer Galle kam es noch einmal in derjenigen Region, die vom

1) Alexander Braun, Ordnung der Schuppen an den Tannenzapfen (Nova Acta, XV, I, 1831, p 264).



äusseren Rande und der Innengalle ungefähr gleich weit entfernt war, zu einer einigermassen regelmässigen Stellung, indem sich hier ringsherum 15er- und 23er-Parastichen als Contactzeilen feststellen liessen. Es war hier also einmal eine Stellung der seltenen Nebenreihe mit den Coordinationszahlen

$$1,\ 7,\ 8,\ 15,\ 23,\ 38\ \ldots$$

verwirklicht, deren Grenzwerth $47^{0}\ 15\frac{1}{2}'$ beträgt. Noch weiter nach der Mitte hin wurde die Stellung dann aber ganz regellos.

Exemplar II. Sammelort und -zeit wie bei I. Die Galle war von mittlerer Grösse, ihr grösster Querdurchmesser betrug etwa 10 mm. Die äusseren Schuppen standen in rechtsläufiger Spirale, deren Divergenz im unteren Theile etwa $^{5}/_{13}$ betrug; nach der Spitze hin waren jedoch bald Unregelmässigkeiten in dem Verlauf der Parastichen zu constatiren. Noch besser liessen sich diese auf Querschnitten feststellen. Die hier und da deutlich hervortretenden Contactzeilen konnten immer nur auf kurze Strecken verfolgt werden. Ein Bild hiervon giebt **Fig.** 9, **Taf. XIIIa,** in der ein Stück eines Querschnittes zur Darstellung gebracht ist, der die Blätter der mittleren Zone dicht über ihrer Insertion getroffen. Man sieht, wie bei den mit *A*, *B*, *C* und *D* bezeichneten Stellen eine Verzweigung der Parastichen statt hat. Die Figur zeigt auch die sehr verschiedene Gestalt der Blattbasen, die offenbar zum Theil eine Folge der unregelmässigen Contactverhältnisse ist.

Exemplar III. Sammelort und -zeit wie bei I. Die Galle war 30 mm lang und an der dicksten Stelle $15\frac{1}{2}$ mm breit. Die äusseren Schuppenblätter standen in linksläufiger Spirale mit der Divergenz $^{13}/_{34}$. Da die Galle zur Anfertigung des in **Fig.** 8 skizzirten Längsschnittes verwandt wurde, so konnte die Blattstellung im Innern nicht näher verfolgt werden.

Exemplar IV. Sammelort und -zeit wie bei I. Als augenfällige Schrägzeilen traten bei den Schuppenblättern die 5er, 8er und 13er hervor. Ihr Verlauf entsprach einer linksläufigen Spiralstellung mit einer dem Grenzwerth sehr nahen Divergenz. Die Querschnitte boten ähnliche Unregelmässigkeiten wie bei Exemplar II dar.

Exemplar V. Sammelort und -zeit wie bei den vorigen. In der Region des grössten Querdurchmessers waren für die Schuppen-

blätter 7er und 9er die auffallenden Schrägzeilen. Es liegt somit hier ein Stellungsverhältniss der Reihe mit den Coordinationszahlen

2, 7, 9, 16, 25, 41 . . . .

vor, für welche der Winkel 158° 8′ Grenzwerth ist. Die Grundspirale verlief in diesem Falle rechtsläufig, die 25er-Zeilen konnten als Orthostichen gelten, sodass die Divergenz durch den Näherungsbruch $^{11}/_{25}$ auszudrücken wäre, der den Grenzwerth nur um 16′ übertrifft. Auch in diesem Falle boten die Querschnittsbilder nichts Neues: es liess sich keine Regel in der Stellung der inneren Blätter erkennen.

Exemplar VI. Sammelort und -zeit wie bei den vorigen. Schon die Stellung der Knospenschuppen war nicht ganz regelmässig, nur im unteren Theile der Galle war eine Stellung nach der Hauptreihe anzunehmen. Auf einem Querschnitt, der die Galle so traf, dass er die Innengalle etwa halbirte, traten in der einen Richtung 21er-Zeilen als linksläufige Contactzeilen bis weit nach der Mitte hin hervor, doch liessen sich in der entgegengesetzten Richtung nicht durchgehende Contactzeilen über den ganzen Querschnitt hin verfolgen. In der Nähe der Innengalle bot auch dieses Exemplar nur eine völlig regellose Blattanordnung.

Exemplar VII. Ich verdanke diese Galle Herrn Dr. W. Magnus, der dieselbe zu Anfang August 1898 in Homburg gesammelt hat. Die Galle war 13 mm lang und maass im grössten Querdurchmesser 10 mm. Sie bietet in so fern besonderes Interesse, als bei ihr die Wirkung der sprungweisen Grössenabnahme in sehr auffallender Weise zu beobachten war. Fig. 15 (Taf. XIII b) stellt einen Querschnitt durch die Galle dar, der dieselbe so getroffen, dass die meisten Blätter dicht über ihrer Insertionsfläche durchschnitten wurden. Die äussersten Blätter, die in höheren Theilen getroffen waren, verschoben sich im Präparatwasser und sind daher nicht mitgezeichnet. Die Blätter der mittleren Zone, die in der Zeichnung zu äusserst stehen, lassen ein Stück weit rechtsläufige 10er- und linksläufige 11er-Parastichen als Contactzeilen verfolgen und wurden dementsprechend numerirt. Doch kann diese Numerirung nicht etwa den Anspruch erheben, die Blätter in der Reihenfolge ihrer Anlage zu bezeichnen, sondern soll nur zur leichten Auffindung der Organe dienen. Die äussersten derselben sind vielleicht zum Theil gar nicht einheitliche Blätter, sondern gehören zu je drei als Haupt- und Nebenblätter zusammen. Dies scheint mir z. B. für die Organe 10, 11, 12 und 3, 4, 5 ziemlich wahrscheinlich zu sein, doch konnte

ich hierüber, selbst durch Vergleich mit noch tiefer geführten Querschnitten, nicht völlige Sicherheit erlangen. Die hier durchgeführte Numerirung ergiebt für die mittlere Region die ungefähre Divergenz $^2/_{21}$, die der Reihe mit den Coordinationszahlen

1, 10, 11, 21, 32 . . . .

angehört. Diese Stellung lässt sich, von einigen unregelmässigen Deckungen abgesehen, bis zum Blatt 34 verfolgen, dann aber treten an Stelle von No. 35 zwei Organe auf, die mit 35 und 35 *a* bezeichnet sind und eine regelmässige Weiternumerirung auf dieser Seite der Galle unmöglich machen. Die auffallendste Unregelmässigkeit findet sich aber auf der andern Seite der Zeichnung bei No. 41. Dieses Organ ist auffallend breit und stört so vollständig die bisherige Anordnung. Es müsste zunächst, wenn man die Numerirung fortsetzen wollte, die Doppelnummer 41 und 52 erhalten. Doch würde auch dieses für die Fortführung wenig nützen; denn während sich im allgemeinen an jedes Organ nach Innen zu nur 2 bis 3 Blätter in Contact anschliessen, folgen hier 5 kleine Organe (51, 62, a, b und 63). Es hört somit hier jede Regelmässigkeit auf.

Fassen wir die an den „Eichenrosen“ in Bezug auf ihre Blattstellung gewonnenen Beobachtungen zusammen, so können wir zunächst den Satz aussprechen, dass die Blattstellung im innern Theile dieser Gebilde in Folge der stark schwankenden relativen Grösse und Form der Blattbasen eine mannigfach wechselnde und unregelmässige ist. In keinem der beobachteten Fälle kam es zu einer neuen phyllotaktischen Gleichgewichtslage, wenn sich auch stückweise ziemlich regelmässig erscheinende Contactzeilen verfolgen liessen. Die Stellung der Blattgebilde lässt sich hier etwa mit der Anordnung der Pflastersteine vergleichen, wie sie das gewöhnliche Strassenpflaster kleiner Städte zu zeigen pflegt. Die nicht besonders behauenen Steine weisen auch hier stückweise deutlich hervortretende Schrägzeilen auf, solange nämlich die Steine ungefähr gleiche Grösse besitzen. Folgt aber ein besonders grosser oder besonders kleiner Stein, so ist damit die Regelmässigkeit der Schrägzeilen sofort gestört.

Was die Stellung der äusseren Blätter anbetrifft, die schon vor der Infection der Knospe angelegt waren, so entspricht auch diese durchaus den herrschenden mechanischen Bedingungen. Das vorwiegende Dickenwachsthum der angestochenen Triebspitze bringt

Verschiebungen mit sich, die zu einer grösseren Annäherung an den Grenzwerth führen müssen. Während die Blattschuppen normaler Terminalknospen meistens die $^2/_5$-Stellung aufweisen und auf der 1er- und den 2er-Zeilen in Contact stehen, erschienen an den Gallen meistens die 5er- und 8er-, bisweilen sogar auch die 13er-Zeilen als sinnfällige Parastichen, und war ihre Anordnung mit den Näherungsbrüchen $^5/_{13}$ bis $^{13}/_{34}$ zu bezeichnen.

IV. Gallen von Rhopalomyia (Cecidomyia) Artemisiae auf *Artemisia campestris.*

Die Gallen haben im Sommer etwa die Gestalt kleiner Kohlköpfe; im Herbst entfalten sich die Blätter und geben den Gallen ein mehr rosettenartiges Aussehen. Die kleineren Gallen enthalten, wie es Schlechtendal angiebt[1]), eine centrale Larvenkammer, bei grossen Gallen sind aber auch oft mehrere Larvenkammern vorhanden. Ich beobachtete sehr häufig 2, aber auch 3, 5 und sogar 8 Larvenkammern in einer Galle. In den meisten Fällen war die Galle durch die Umbildung der vegetativen Endknospe eines Triebes entstanden. In einigen Fällen nahmen noch gleichzeitig Axillarknospen an der Wucherung theil; auch fand ich mehrfach inficirte Blüthenköpfchen. Es dürfte sich wohl in allen Fällen um denselben Gallenerzeuger, nämlich die genannte Gallmücke, handeln; wenigstens schienen mir die orangerothen Larven stets dieselben zu sein. Auch fand ich alle Modificationen an dem gleichen Standort. Ich gehe hier nur auf die inficirten vegetativen Knospen ein.

Zum Vergleich theile ich zunächst die Blattstellungverhältnisse der normalen Pflanzen mit. An den Zweigen stehen die Blätter etwa nach $^2/_5$ oder $^3/_8$ angeordnet. In der Endknospe sind während der Vegetationszeit stets nur wenige Blätter angelegt, meistens etwa ein Dutzend. Ihre Divergenz liegt im allgemeinen zwischen $^2/_5$ und $^3/_8$, doch zeigen die Divergenzwinkel im einzelnen sehr bedeutende Schwankungen; einige Messungen ergaben solche zwischen 112° und 174°. Im äusseren Theile der Knospe stehen die Blätter auf der 1er- und den 2er-Zeilen, im Innern auf den 2ern und 3ern in Contact. Die 5er- und 8er-Zeilen verlaufen stets deutlich schräg.

1) D. H. R. von Schlechtendal, Die Gallbildungen d. deutsch. Gefässpflanzen (l. c., p. 106).

An den Gallen von *Artemisia* ist, ähnlich wie bei den bisher besprochenen, die Achse beträchtlich verbreitert und die Zahl der Blätter um ein Bedeutendes vermehrt. In den untersuchten Exemplaren setzte sich im peripherischen Theil die Blattstellung zunächst mehr oder weniger regelmässig fort, doch kam es nach der Mitte hin, in gleicher Weise wie bei den „Eichenrosen“, bald zu grösseren Unregelmässigkeiten. In denjenigen Gallen, die mehrere Larvenkammern enthalten, ist natürlich die Stellung im Innern besonders unregelmässig. Zur näheren Erläuterung mag das folgende Beispiel dienen:

Die Galle wurde, wie die andern von mir untersuchten, auf unbebautem Lande in Zehlendorf am 16. August 1901 gesammelt. Die ziemlich grosse Wucherung enthielt 5 Larvenkammern. Im äusseren Theile derselben standen die Blätter in linksläufiger Spirale. Die 8er- und 13er-Parastichen bildeten hier die Contactzeilen, doch verliefen sie zum Theil ziemlich unregelmässig, wie dies Fig. 18, Taf. XIIIb näher zeigt. Auch die 21er-Zeilen, auf denen theilweise Contact bestand, bieten manche Unregelmässigkeiten. Während sie in dem linken Theil der aufgenommenen Querschnittshälfte ungefähr als orthostich gelten können, bilden sie im rechten Theile ausgesprochene linksläufige Schrägzeilen. Auch die Deckungen der Blätter zeigten schon im peripherischen Theil manche Unregelmässigkeiten (so wird Blatt 11 von 16, 24 von 29, 50 von 55, 73 von 81 gedeckt). Mit der weiteren Annäherung an die Larvenkammern hört jede Regelmässigkeit auf, indem die Grösse und Form der Organe hier bedeutenden Schwankungen unterworfen ist. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die unregelmässigen Querschnittsformen dieser Blätter zum grossen Theil durch den gegenseitigen Druck bedingt werden, denn überall stehen die Blätter auch hier in lückenlosem Contact. Auch die Larvenkammern fügen sich im allgemeinen denselben lückenlos ein. Sie werden durch ein oder mehrere Blätter gebildet, die im Verhältniss zu den benachbarten Organen meistens als gross und breit zu bezeichnen sind. Die veränderte Form und Grösse dieser Blätter ist wohl auf die Reizwirkung der Larve zurückzuführen. Es schieben sich somit die Larvenkammern wie fremdartige Keile in das Blattmosaik ein und bedingen so, je nach Lage und Grösse, verschiedene Veränderungen.

Die andern von mir untersuchten Gallen boten, im allgemeinen betrachtet, ähnliche Blattstellungsverhältnisse. Bisweilen traten

schon im peripherischen Theile sehr erhebliche Unregelmässigkeiten ein, in anderen Fällen, besonders in kleinen Gallen mit einer centralen Larvenkammer, liess sich die Spiralstellung, von kleinen Unregelmässigkeiten abgesehen, bis in die nächste Nähe der Larvenkammer verfolgen. Es ist schon oben erwähnt worden, dass der Bau einiger Gallen noch dadurch complicirt wird, dass auch Axillarknospen an der Wucherung theilnehmen.

Auch in diesem Falle sehen wir, wie durch das vorwiegende Dickenwachsthum der Achse die Contactverhältnisse der Blätter Veränderungen erleiden. Während an normalen Knospen der *Artemisia* nur die 1er, 2er und 3er als Contactzeilen in Betracht kamen, haben wir in dem peripherischen Theile der Gallen die 8er- und 13er-Parastichen als solche kennen gelernt. Es ist somit hier ein dreimaliger Contactwechsel eingetreten. Dieser müsste zu einer sehr weitgehenden Annäherung an den Grenzwerth der Hauptreihe führen, wenn die Blätter von ungefähr gleicher relativer Grösse wären. Diese Bedingung trifft hier jedoch nicht zu; die Blätter zeigten sehr bedeutende Grössenschwankungen (vergl. in Fig. 18, Taf. XIIIb z. B. Blatt 45 mit 53 und 58, Blatt 68 mit 76 und 89). Auch ist die Gestalt der grösseren Gallen mit mehreren Larvenkammern niemals eine symmetrische, sodass auch hierdurch Abweichungen von der Regelmässigkeit bedingt werden.

V. Gallen von Dichelomyia capitigena (Cecidomyia Euphorbiae z. Th.) auf *Euphorbia Cyparissias*.

Die röthlich angelaufenen Triebspitzengallen haben etwa die Form kleiner Kohlköpfe. Sie erscheinen allerdings, äusserlich betrachtet, „fest geschlossen“, wie dies Schlechtendal anführt[1]), doch zeigt sich bei mikroskopischer Untersuchung, dass ihre inneren Blätter ein verhältnissmässig lockeres Gefüge bilden. Wie Längsschnitte erweisen, erleidet auch bei dieser Galle die Achse eine Verbreiterung, doch dürfte der Querdurchmesser im allgemeinen nicht mehr als verdoppelt werden. Da auch die äusseren Blätter an der Verbreiterung Theil nehmen, so wird die relative Grösse derselben kaum geändert. Eine Vermehrung der Blätter findet hier im allgemeinen nicht statt, im Gegentheil — die inneren Blätter

1) D. von Schlechtendal, Die Gallbildungen (Zoocecidien) der deutsch. Gefässpflanzen. Zweiter Nachtrag (Jahresber. d. Ver. f. Naturk. zu Zwickau, 1895 [ersch. 1896], p. 25).

und der Stammscheitel waren in den meisten Fällen abgestorben bezw. abgefressen.

Die Blattstellung ist auch an den normalen Sprossen der Cypressenwolfsmilch sehr verschieden. Meistens stehen ja die Blätter in Spiralen der Hauptreihe, doch sind auch seltenere Nebenreihen oder theilweise ganz regellose Stellungen ziemlich häufig an ihnen zu beobachten. An normalen Terminalknospen stehen, Stellungen der Hauptreihe vorausgesetzt, die Blätter auf den 5er- und 8er-Zeilen, zum Theil auch auf den 13ern in Contact. Ihre Divergenz kommt dem Grenzwerth sehr nahe und lässt sich etwa durch $^{8}/_{21}$ oder $^{13}/_{34}$ ausdrücken. An den gestreckten Achsen ist dann die Divergenz $^{3}/_{8}$ oder $^{5}/_{13}$.

Für die Blattstellung an den Gallen führe ich nachstehende Beispiele an:

Exemplar I. Gesammelt, wie die folgenden, bei Zehlendorf am 30. Juni 1901. An dem mit der Galle abschliessenden Spross standen die Blätter in linksläufiger Spirale mit der Divergenz $^{3}/_{8}$. Auch in der Galle setzte sich die linksläufige Spiralstellung fort. Die in ihren Basen stark vergrösserten äusseren Blätter standen auf den 3er- und 5er-Zeilen, die inneren auf den 5er- und 8er-Zeilen in Contact. Ihre Divergenz betrug etwa $^{8}/_{21}$. Der centrale Theil der Galle war abgestorben und gebräunt. Eine Larve wurde in der Galle nicht gefunden.

Exemplar II. An dem mit der Galle abschliessenden Spross standen die unteren Blätter regellos, dann trat eine linksläufige Spiralstellung mit der Divergenz $^{5}/_{13}$ ein. Auch an der Galle setzte sich diese Stellung fort. Auf einem etwas oberhalb der Insertion der äusseren Blätter geführten Querschnitt erschienen diese stark verbreitert, so dass sie zum Theil auf den 2ern, im übrigen auf den 3er- und 5er-Zeilen in Contact standen. Nur 16 Blätter waren im frischen Zustande, das Innere war gebräunt und diente der orangefarbenen Larve als Wohnraum. Von den äusseren Blättern berührten sich nur 10 bis 11 in grösseren Flächen, die inneren zeigten ein lockeres Gefüge.

Exemplar III. Die Galle enthielt 3 Larven, die zwischen den stark verbreiterten und aufgetriebenen Blättern sassen. Auch hier war das Innere abgestorben. Die Blätter besassen ein besonders loses Gefüge. Ihre Stellung bot nichts besonderes.

Exemplar IV. Der mit dem Gallenköpfchen endigende Trieb zeigte eine linksläufige Spiralstellung der Blätter; ihre Divergenz

betrug etwa $^{5}/_{13}$. Auch die Galle wies eine linksläufige Spiralstellung auf. Sie enthielt keine Larve und besass ausnahmsweise einen gesunden Scheitel, der in normaler Weise Blattanlagen trug. Im allgemeinen bestand hier auf den 5er- und 8er-Zeilen Contact. Nur bei den jüngsten Anlagen berührten sich die Organe auch auf den 13er-Zeilen. Die Divergenz ist etwa $^{13}/_{34}$. Es verdient vielleicht noch hervorgehoben zu werden, dass die Galle äusserlich durchaus das Aussehen der übrigen hatte.

Einige andere näher untersuchte Gallen boten im wesentlichen dieselben Verhältnisse wie Exemplar I und II dar. Sie enthielten meistens eine Larve. Auch fand ich eine leere Galle, welche die Anlage eines Blüthenstandes enthielt.

Wir können die an den Wolfsmilch-Gallen gemachten Beobachtungen dahin zusammenfassen, dass an diesen Gebilden zwar auch eine Verbreiterung und Stauchung der Achse eintritt, dass aber auch die Blattbasen im allgemeinen entsprechend mitwachsen und daher eine wesentliche Aenderung der Blattstellung nicht eintritt. Bisweilen schienen sogar die Basen der äusseren Blätter etwas stärker in die Breite gewachsen zu sein als die Achse, so dass dann die Divergenz der Blätter eine geringe Entfernung vom Grenzwerth erfuhr. Die innersten Blätter und die Scheitelregion war, falls die Larve nicht frühzeitig zu Grunde gegangen, Ende Juni abgestorben. Nur bei leeren Gallen wurde der Scheitel gesund und mit Blatt- oder Blüthenanlagen bedeckt gefunden.

VI. Cecidomyine-Gallen auf *Galium silvestre.*

Die von einer noch nicht bestimmten Gallmücke hervorgerufenen Triebspitzengallen haben eine den Wolfsmilchgallen ähnliche Gestalt, doch sind sie bedeutend kleiner als jene. Die äusseren, etwas fahl grünen Blätter derselben sind stark verbreitert und schalenförmig. Im Innern der Galle fand ich stets eine orangerothe Larve. Die Gallen wurden von mir in Wengen im Berner Oberland am 3. August 1901 gesammelt.

Exemplar I. Der mit der Galle abschliessende Spross hatte viergliedrige Blattquirle. Auch in der Galle setzte sich diese Stellung fort, indem die Blattquirle regelmässig alternirten. Der Scheitel erschien frisch, die Larve befand sich über demselben in einem von den stark verbreiterten Blättern umschlossenen Hohlraum.

Exemplar II. Die Galle zeigte im wesentlichen dasselbe Verhalten.

Exemplar III. Der mit der Galle abschliessende Trieb hatte im untereren Theile 8gliedrige, im oberen Theile 6gliedrige Blattquirle. Auch in der Galle standen die Blätter in 6gliedrigen alternirenden Wirteln. Der Stammscheitel war hier abgestorben oder von der Larve abgefressen und zeigte eine bräunliche Färbung.

Exemplar IV. Im unteren Theile des mit der Galle endigenden Sprosses standen die Blätter in 6gliedrigen Quirlen, dagegen hatte der letzte Quirl unter der Galle nur 4 Glieder; auch in der Galle folgten die Blätter in alternirenden 4gliedrigen Wirteln. Der Scheitel war auch in diesem Falle abgestorben. Die Larve befand sich in dem von dem 6. Blattquirl umschlossenen Hohlraum.

Die Verbreiterung der Achse ist bei dieser Galle wohl etwas stärker als bei den *Euphorbia*-Gallen, doch haben beide Gebilde auch darin eine gewisse Aehnlichkeit, dass die Blattbasen in ungefähr gleichem Verhältniss an der Verbreiterung theilnehmen. Eine Veränderung der Blattstellung ist unter diesen Verhältnissen nicht zu erwarten, da ja bei wirteliger Stellung schon erhebliche Aenderungen in der relativen Grösse der Organe nöthig sind, um eine solche herbeizuführen.

VII. Gallen von Andricus inflator auf *Quercus Robur*.

Die Gallen stellen keulenförmige Anschwellungen der Spitzen junger Triebe dar, die aussen mit Blättern und Knospen besetzt sind und im Innern des Stammes eine centrale Höhlung enthalten, an deren Grunde die Innengalle ruht. Die Galle ist nach Schlechtendal[1]) Mitte Juni reif und wird zu Anfang Juli von der Wespe verlassen. Ich sammelte einige dieser Gallen an jüngeren Eichen unweit Wannsee am Waldwege von Dreilinden nach Kohlhasenbrück am 19. August 1901. Sie enthielten alle am Scheitel das Loch, aus welchem die Wespe ausgeschlüpft war.

Da ich die Blattstellungsverhältnisse an normalen Eichenzweigen und -knospen schon oben besprochen habe, kann ich sogleich zur Beschreibung einiger Exemplare dieser Galle übergehen.

1) D. H. R. von Schlechtendal, Die Gallbildungen der deutsch. Gefässpflanzen (a. a. O., 1890 [1891], p. 26).

Exemplar I. Die Galle war etwa 8—9 mm lang und maass an der breitesten Stelle 7 mm im Querdurchmesser, während der mit der Galle abschliessende Zweig unterhalb derselben nur $1^1/_4$ mm stark war. Die Galle trug beim Einsammeln zwei frische Laubblätter sowie zwei kleinere und fünf grössere normal gebildete Axillarknospen. Sowohl an dem Zweige unterhalb der Galle als auch an dieser selbst standen die Blätter (bezw. deren Narben und Axillarknospen) in linksläufiger Spirale mit der Divergenz $^2/_5$. Man konnte an diesem, wie an den übrigen untersuchten Exemplaren deutlich sehen, wie auch die Narben der Nebenblätter an dem Dickenwachsthum der Achse Theil genommen hatten.

Exemplar II. Der mit der Galle abschliessende Zweig war unterhalb derselben etwa $1^1/_2$ mm dick, die Galle selbst 8 mm breit und 9 bis 10 mm lang. Die Blätter (bezw. deren Narben) standen an der Galle wie an dem sie tragenden Zweige in linksläufiger Spirale mit der Divergenz $^2/_5$. Die Galle trug, als sie gesammelt wurde, kein grünes Blatt mehr, aber 5 kleinere und 5 grössere Axillarknospen.

Exemplar III. Die Galle war aus einer Axillarknospe hervorgegangen. Am Grunde derselben standen die Narben der Knospenschuppen an dem nur wenig verdickten Stiel, dann schloss sich sogleich die 10 mm lange und 8 mm breite Galle an. Dieselbe trug beim Einsammeln 6 Laubblätter und in deren Achseln sechs grössere, im unteren Theile 3 kleinere Axillarknospen. Die Blätter (bezw. deren Narben) waren an der Galle nach der Divergenz $^2/_5$ in rechtsläufiger Spirale angeordnet.

Diese Gallen sind insofern interessant, als sie im Verein mit den „Artischockengallen“ zeigen, dass bei derselben Pflanze und demselben Organsystem die die Blattstellung bedingenden Factoren durch den Reiz verschiedener und dazu noch nahe verwandter Thiere in ganz verschiedener Weise modificirt werden können. Während bei jenen die Achse bei gleichzeitiger Verbreiterung stark gestaucht bleibt und die schon angelegten Blätter an dieser Verbreiterung relativ wenig Theil nehmen, ist bei diesen Gallen die Achse zwar auch stark verdickt, aber erheblich weniger gestaucht, und die Blattbasen nehmen an dem Dickenwachsthum den entsprechenden Antheil. Man sieht so ein, wie bei jenen in Folge des vorwiegenden Dickenwachsthums der Achse die Divergenz der äusseren Blätter eine bedeutende Annäherung an den Grenzwerth annehmen muss,

während bei diesen, da das Wachsthum in allen Dimensionen ungefähr gleich stark ist, auch die Divergenz der Blätter dieselbe wie an den normalen Knospen bleiben muss.

Beide Gallen bilden auch darin gewissermaassen diametrale Gegensätze, dass bei jenen der Scheitel zur Bildung sehr vieler Neuanlagen angeregt wird, während bei diesen seine Thätigkeit bald nach der Infection erlischt. Dort wohnt die Larve in einer zwischen den Blättern liegenden Innengalle, während sie hier in der ausgehöhlten Achse lebt.

VIII. Gallen von Isosoma hyalipenne auf *Calamagrostis (Ammophila) arenaria.*

Diese durch den Stich einer Schlupfwespe hervorgerufene Missbildung stellt sich als ein meistens einseitswendiger Blätterschopf dar. Der Gipfeltrieb ist verdickt und zeigt in Folge von Verkürzung der Internodien eine Häufung der Blätter [1]. Ich erhielt einige Exemplare der Galle von Herrn Dr. W. Magnus, die derselbe in Zandvoort in Holland im September 1898 gesammelt hatte.

Exemplar I. Ein durch die Galle geführter medianer Längsschnitt zeigte, dass der Stamm etwa 4 cm weit keulenartig angeschwollen und im oberen Theile unregelmässig gekrümmt war. Während der Querdurchmesser der Achse unterhalb der Galle etwa 2 mm betrug, wuchs derselbe im ersten Drittel auf etwa 4 mm an und erhielt im zweiten Drittel mit 7 mm die grösste Ausdehnung. Das erste an der Gallbildung theilnehmende Internodium war nur im oberen Theile etwa 1 ½ cm weit inficirt, das zweite Internodium war noch 15 mm, das dritte 2 ½ mm, das vierte etwa 1 mm lang, die folgenden noch kürzer. Im ganzen waren 7 Blätter an der Gallbildung betheiligt. Der Scheitel hatte seine Thätigkeit eingestellt und erschien gebräunt. Der Stengel war von der Larve in der Mitte ausgehöhlt. Die Blätter zeigten die den Gräsern zukommende zweizeilige Anordnung.

Exemplar II. Das unterste, etwa 1 cm weit an der Gallbildung Theil nehmende Internodium war in ziemlich auffallender Weise rechtsläufig gewunden, die folgenden Internodien waren da-

---

1) Vergl. D. H. R. von Schlechtendal, Die Gallbildungen d. deutsch. Gefässpflanzen (a. a. O., 1890 [1891], p. 7).

gegen gerade. Das zweite Internodium war etwa 7 mm lang, die folgenden erschienen wiederum stark gestaucht. Ein in Scheitelhöhe durch die Galle geführter Querschnitt zeigte, dass die äussersten 4 an der Gallbildung betheiligten Blätter regelmässig nach $^1/_2$ standen; dagegen folgten die weiteren Blätter in unregelmässiger Anordnung. Legt man den Schnitt so, dass die Mitte von Blatt 4 gerade nach links fällt, so ist Blatt 5 nach rechts oben, Blatt 6 gerade nach rechts, Blatt 7 nach links und ein wenig unten, Blatt 8 nach oben und ein wenig rechts gerichtet. Es kommt also von Blatt 4 ab im ganzen eine rechtsläufige Spirale zu Stande, deren Divergenzen allerdings noch sehr unregelmässig sind. Besonders auffallend ist die sehr geringe Divergenz zwischen Blatt 5 und 6, die nur etwa 60° betrug. Doch ist bei diesen Angaben zu berücksichtigen, dass die richtige Bestimmung der morphologischen Blattmitte hier sehr schwierig ist, da die grösseren Gefässbündel im mittleren Theile der Blattbasis ungefähr gleich gross sind, und daher, bei etwa vorkommender unsymmetrischer Ausbildung des Blattes, kein sicheres Mittel zum Erkennen der Blattmitte vorhanden ist. — Der Scheitel hatte auch in diesem Falle seine Thätigkeit eingestellt.

Exemplar III. Das Object war, äusserlich betrachtet, dem vorigen sehr ähnlich, doch war das unterste Internodium hier nicht gedreht. Die äusseren 6 Blätter standen regelmässig nach $^1/_2$, dagegen folgte das 7. und letzte Blatt der Galle in ganz unregelmässiger Stellung so, dass seine Mitte ungefähr über die von Blatt 6 fiel. Es scheint hier somit einmal der in der vegetativen Region so seltene Fall von Superposition eingetreten zu sein. Die Thätigkeit des Scheitels war mit der Bildung von Blatt 7 erloschen. Ein dicht unter dem Scheitel geführter Querschnitt zeigte, dass der Stamm bis fast zum Scheitel hin ausgefressen war.

Exemplar IV. Die beiden äussersten Blätter der Galle boten keine besondere Unregelmässigkeit dar. Nach Entfernung derselben zeigte die Galle ein von den andern Exemplaren etwas abweichendes Aussehen. Das etwa 18 mm lange Blatt 3 war oben gespalten und endigte in zwei Spitzen. Blatt 4 war verhältnissmässig kurz und ungetheilt. Das etwa 22 mm lange Blatt 5 besass, ähnlich wie Blatt 3, wieder zwei Spitzen. Das 6. Blatt blieb sehr kurz, sodass seine Spreite überhaupt nicht aus der von dem vorhergehenden Blatt gebildeten Röhre hervorsah. Blatt 7 war etwa 40 mm lang und mit seinen Rändern vollständig verwachsen, sodass

es eine oben sackartig geschlossene Röhre darstellte. In dieser befanden sich dann noch mehrere jüngere zusammengerollte Blätter. Auf Querschnitten boten die äusseren 6 Blätter nichts Auffallendes, ihre Ränder deckten sich wie gewöhnlich; dagegen erwiesen sich nicht nur die Ränder von Blatt 7, sondern auch die von Blatt 8 und 9 als verwachsen. Die jüngsten Blattanlagen besassen wieder unverwachsene Ränder. Der Scheitel hatte in diesem Falle seine Thätigkeit noch nicht eingestellt. Die ersten 8 Blätter standen regelmässig zweizeilig. Dann folgten noch 5 jüngere Blätter in mehr oder weniger abweichender Anordnung. Fig. 16, Taf. XIIIb giebt den innersten Theil des Querschnitts wieder, der die Galle in Scheitelhöhe durchschnitt. Man sieht an der Figur, wie die Blätter 7—12 zwar noch ungefähr zweizeilig stehen, doch erscheinen die Zeilen etwas in rechtsläufigem Sinne gewunden. Blatt 13 schliesst sich dann an Blatt 12 im Sinne einer linksläufigen Spirale mit einer Divergenz von etwa 90° an, und Blatt 14 folgt in demselben Sinne mit einer Divergenz von etwa 140°. Es ist also von Blatt 11 an eine linksläufige Spirale mit schwankenden Divergenzen zu Stande gekommen.

Die Gallen des Strandhafers haben mit den vorstehend besprochenen Eichengallen die Eigenthümlichkeit gemeinsam, dass auch bei ihnen die Larve im Stamme unterhalb des Scheitels lebt. Auch bei ihnen bleibt die Stellung der äusseren die Galle umschliessenden Blätter ungeändert, soweit die Internodien gestreckt sind. Bei den jüngsten Blättern dagegen, die am Gipfel der hier stark gestauchten Achse stehen, macht sich das vorwiegende Dickenwachsthum des Stammes als „Störung" bemerkbar. Da die $^1/_2$-Stellung sowohl einer links- als auch einer rechtsläufigen Spirale als Basis dienen kann, so muss immer erst eine Asymmetrie hinzutreten, um den Ausschlag nach der einen oder andern Richtung zu geben. Wir finden hier also ganz ähnliche mechanische Verhältnisse vor, wie ich sie für die üppig wachsenden aufstrebenden Zweige von *Corylus Avellana* beschrieben habe[1]). Hier wie da ergeben sich zunächst „unregelmässige" Uebergangsstellungen mannigfacher Art. Der Unterschied ist nur der, dass es hier bei

1) A. Weisse, Ueber Veränderung der Blattstellung an aufstrebenden Axillarzweigen (Berichte der Deutsch. botan. Gesellsch., XVII, 1899, p. 343—378).

dem frühzeitigen Erlöschen der organbildenden Thätigkeit des Scheitels überhaupt nicht zu einem neuen phyllotaktischen Gleichgewicht kommt.

IX. Gallen von Phytoptus psilaspis auf *Taxus baccata.*

Im Gegensatz zu allen bisher besprochenen Gallen, bei denen die Missbildung durch die Einwirkung eines oder weniger Thier-Individuen bedingt wurde, werden die jetzt zur Besprechung kommenden Gallen durch das Einnisten zahlreicher Parasiten hervorgerufen. Da die Zahl der die Knospe befallenden Milben sehr verschieden sein kann, so ergiebt sich, dass auch der Grad der Vergallung hier bedeutenden Schwankungen unterworfen sein muss.

Die inficirten Knospen erscheinen mehr oder weniger geschwollen, sind ganz oder halbgeschlossen und von meist bleicher, gelblicher oder röthlicher Farbe[1]). In ihnen ist die Achse wenig oder garnicht verdickt; dagegen sind die Blätter, zwischen denen die Milben wohnen, mehr oder weniger stark geschwollen und von unregelmässiger Form. Es kommen im allgemeinen nur wenig Blätter zur Entwickelung, da der Scheitel bald abstirbt.

Ueber die Blattstellung der normalen *Taxus*-Knospen wurde schon oben berichtet. Ich lasse daher sogleich die Beschreibung einiger Beispiele der vergallten Knospen folgen.

Exemplar I. Die Galle wurde von mir auf dem „Rigiblick" bei Weggis am Vierwaldstätter See am 24. Juli 1901 gesammelt. Sie befand sich an demselben Strauch, von dem die oben besprochenen Cecidomyia-Gallen herstammen. Die Galle war von mässiger Grösse und daher äusserlich nur wenig von einer gesunden Knospe zu unterscheiden. Auf Querschnitten zeigte sich die sehr unregelmässige Gestalt der inneren noch lebenden Blätter. Der Zwischenraum zwischen ihnen sowie die Scheitelregion erschien stark gebräunt und war von zahlreichen Milben bewohnt. Die äusseren Schuppenblätter wiesen normale Form und Stellung auf, die inneren dagegen sowie besonders die wenigen noch nicht abgestorbenen jungen Nadeln zeigten ganz unregelmässige Querschnittsbilder und auch zum Theil eine von denen normaler Knospen ab-

1) Vergl. D. H. R. von Schlechtendal, Die Gallbildungen der deutsch. Gefässpflanzen (l. c., 1890 [1891], p. 5 und 1895 [1896], p. 4).

weichende Stellung. In Fig. 17, Taf. XIIIb ist der mittlere Theil des dicht über dem abgestorbenen Scheitel geführten Querschnitts dargestellt. Im allgemeinen folgen die Blätter in ihrer Anordnung einer linksläufigen Spirale der Hauptreihe. Während aber bei normalen Knospen nur in der Region der Schuppenblätter die 2er und 3er Contactzeilen sind, dagegen in der Region der Nadeln gewöhnlich auf den 3er- und 5er-Parastichen Contact herrscht, berührten sich in unserer Galle auch die deformirten Nadeln (4—11 der Figur) auf den 2er- und 3er-Zeilen, und es erscheinen hier die 5er-Zeilen zum Theil fast orthostich. Es dürfte somit bei dieser Galle durch die relative Grössenzunahme der inneren Blätter die Divergenz eine Entfernung vom Grenzwerth erfahren haben.

Exemplar II. Gesammelt in Bonn im Frühjahr 1899 von Dr. W. Magnus. Auch diese Galle zeigte auf Querschnitten die unregelmässige Form der inneren Blätter. Der Scheitel war völlig gebräunt und abgestorben. Die wenigen zur Ausbildung gekommenen Blätter standen in rechtsläufiger Spirale mit einer im allgemeinen $^{5}/_{13}$ nahen Divergenz. Auch hier waren überall die 3er- und 5er-Parastichen in Contact.

Exemplar III. Sammelort und -zeit wie bei II. Die äusseren Blätter der Galle standen in rechtsläufiger Spirale und zeigten dieselben Contactverhältnisse wie bei den vorstehend beschriebenen. Dem letzten Schuppenblatt folgte nun aber die erste Nadel (oder vielleicht ein Uebergangsblatt) im Abstande von 180°, und es schlossen sich dann die noch folgenden 5 Nadeln in linksläufiger Spirale an. Die unregelmässige Verbreiterung der jüngsten Blätter hat somit hier zu einer Umkehrung der Grundspirale geführt. Der Scheitel war auch an dieser Galle abgestorben.

Ein Vergleich mit den Cecidomyia-Gallen der Eibe zeigt, dass, während bei diesen die Achse bedeutend verbreitert und der Scheitel zu regerem Wachsthum angeregt wird, bei den Phytoptus-Gallen die Achse kaum eine Veränderung erleidet und der Scheitel sein Wachsthum bald einstellt. Dort wurde die Querschnittsform der Blätter nur wenig geändert, hier dagegen kann dieselbe durch die Thätigkeit der Parasiten bedeutende Veränderungen erfahren. Da diese im einzelnen recht verschieden sein können, so wird es verständlich, dass wir an den einzelnen Beispielen auch verschiedene Modificationen der Blattstellung zu constatiren hatten.

X. Gallen von Adelges (Chermes) strobilobius auf *Picea excelsa* und *Picea* spec.

Die jungen Triebspitzen der Fichten werden durch das Einnisten der genannten Blattläuse in zapfenähnliche Anschwellungen verwandelt, die bald schön symmetrisch gestaltet, bald nur einseitig ausgebildet sind. Die Gallen sind im Sommer von bleicher Farbe, im Herbst vertrocknen sie und nehmen alsdann eine graubraune Färbung an. Durch das Einnisten der Läuse erlischt bald die Thätigkeit des Scheitels, sodass die Gallen stets endständig erscheinen.

Durchschneidet man eine Galle der Länge nach, so sieht man, wie zwar auch der Stamm, jedoch vorwiegend die Blattbasen stark geschwollen sind. Zwischen letzteren bilden sich kammerartige Höhlungen, die den Parasiten als Wohnräume dienen. Dieselben erscheinen auf Längsschnitten oval und besitzen enge, einem Flaschenhals ähnliche Ausgänge. Auf Querschnitten erscheinen die Hohlräume mehr oder weniger herzförmig. Ihre Anordnung zeigt, dass sie als die Achselhöhlen der metamorphosirten Nadeln aufzufassen sind.

Die meisten der untersuchten Gallen sind an der gemeinen Fichte gesammelt, doch fand ich sie auch an einer ausländischen *Picea*, die ich aber, da es sich um ein noch junges Exemplar ohne Früchte handelte, nicht sicher bestimmen konnte und daher als *Picea* spec. bezeichne. Die bläulich bereiften Nadeln des Bäumchens liessen auf *Picea Canadensis* (Mill.) Koehne schliessen, doch passt die Querschnittsform der Nadeln nicht recht auf diese Art.

An den einjährigen Zweigen der Fichten stehen bekanntlich die Nadeln meistens nach der Divergenz $^{5}/_{13}$ angeordnet, während in den Knospen eine noch weitergehende Annäherung an den Grenzwerth stattfindet. Ich beobachtete an Endknospen im Herbstzustand die Divergenzen $^{13}/_{34}$ und $^{21}/_{55}$. Es muss daher beim Strecken der normalen Triebe hier eine schwache Drehung eintreten. Für die jungen Nadeln sind an den Knospen meistens die 13er und 21er oder auch die 8er und 13er die Contactzeilen. Nur bei den allerjüngsten Anlagen dicht am Scheitel findet auch auf den 5ern Contact statt. An den gestreckten Zweigen ist bekanntlich ein eigentlicher Contact der Nadelbasen nicht mehr vorhanden. Meistens sind hier die 5er- und 8er-Zeilen die sinnfälligen Parastichen.

Ich gehe nun zu der Beschreibung der an den Gallen beobachteten Blattstellung über und führe zunächst eine Anzahl von Beispielen an.

A. Gallen an *Picea excelsa.*

Die Gallen waren zum grössten Theil aus Endknospen, zum Theil aber auch aus Axillarknospen hervorgegangen. Die an den Gallen befindlichen Nadeln ragten nur einige Millimeter weit über die Oberfläche hervor.

Exemplar I. Gesammelt in Weggis am Vierwaldstätter See am 13. Juli 1901. Die Galle stellte eine verbildete Axillarknospe dar, sie war ziemlich symmetrisch gestaltet. Die Nadeln standen an ihr in einer linksläufigen Spirale. In der mittleren Zone waren die 5er- und 8er-Zeilen in Contact. Die 13er verliefen deutlich schräg, ebenso auch meistens die 21er; erst die 34er konnten als Orthostichen gelten, so dass also die Divergenz $^{13}/_{34}$ anzunehmen ist. Am Ende der Galle stand ein Büschel fahler Nadeln von fast normaler Länge.

Exemplar II. Sammelort und -zeit wie bei I. An dem mit der Galle abschliessenden Zweige standen die Nadeln in rechtsläufiger Spirale mit der Divergenz $^{5}/_{13}$. Auch an der sehr regelmässig gestalteten Galle setzte sich die rechtsläufige Spirale fort. An derselben standen die Blattpolster auf den 5er- und 8-erZeilen in Contact, die 13er und 21er verliefen deutlich schräg, erst die 34er erschienen orthostich. In Fig. 14, Taf. XIIIa ist ein Stück der Galle gezeichnet. Der die Figur nach oben abschliessende Strich giebt die Richtung eines Querschnitts an. Das ganze Bild stellt einen durch einen tangentialen Längsschnitt abgetrennten Theil der Cylinderfläche dar. Dasselbe wurde in den Contouren bei schwacher Vergrösserung mit der Camera lucida in auffallendem Licht aufgenommen. An der Bildung der Galle hatten 54 Blätter Theil genommen.

Exemplar III. Sammelort und -zeit wie bei I. Die im Verhältniss zu den Exemplaren I und II kleine Galle war aus einer Axillarknospe hervorgegangen, sie war 11 mm lang und im grössten Querdurchmesser 10 mm breit. An ihrer Bildung waren 48 Blätter betheiligt, einschliesslich der den Scheitel umgebenden gedrängt stehenden Nadeln. Die Galle war etwas unsymmetrisch gestaltet. Die 5er und 8er waren an ihr die Contactzeilen. Die 13er-Zeilen ver-

liefen überall deutlich schräg. An der stärker geschwollenen Seite erschienen erst die 34er als orthostich, an der andern Seite liess sich dagegen nicht genauer sagen, ob diese oder schon die 21er als Orthostichen zu gelten hätten.

Exemplar IV. Sammelort und -zeit wie bei I. Die Galle hatte ungefähr die gleiche Grösse wie No. III. Sie schloss einen Trieb ab, an dem die Nadeln in linksläufiger Spirale mit der Divergenz $^5/_{13}$ standen. Auch an der Galle setzte sich die linksläufige Spirale fort. Wiederum standen die Blattpolster auf den 5er- und 8er-Zeilen in Contact. Doch wichen in diesem Falle die 13er-Zeilen nur in geringem Maasse von der verticalen Richtung ab. An der Bildung der Galle hatten 42 Blätter Theil genommen.

Exemplar V. Sammelort und -zeit wie bei I. Die mehr als mittelgrosse Galle war 16 mm lang und 12 mm breit. An ihrer Bildung hatten 53 Blätter Theil genommen, die in rechtsläufiger Spirale angeordnet waren. Im mittleren Theile derselben konnte die Divergenz $^{13}/_{34}$ festgestellt werden.

Exemplar VI. Gesammelt bei Klein-Machnow im Kreise Teltow am 20. October 1901. Die Galle war bereits abgetrocknet, die Kammern weit geöffnet. Dieselbe stand am Ende eines Triebes und war etwas schief ausgebildet. Sie war 19 mm lang und 9 mm breit. An ihr waren die Blätter in linksläufiger Spirale nach einer Divergenz der seltenen Reihe

2, 5, 7, 12, 19, 31 . . . .

angeordnet, und zwar berührten sich die Blattpolster auf den 7er- und 12er-Zeilen. Auch die 19er-Zeilen verliefen noch deutlich schief, so dass also eine beträchtliche Annäherung an den Grenzwerth, der 151° 8′ beträgt, stattfand. Bei den herrschenden Contactverhältnissen kann, wie Schwendener berechnet hat[1]), die Divergenz nur zwischen den Grenzen 150° 16′ und 151° 24′ schwanken, kommt also dem Grenzwerth im ungünstigsten Falle doch schon auf 52 Minuten nahe. Will man die Divergenz annäherungsweise durch einen Partialwerth des zugehörigen Kettenbruchs ausdrücken, so kann, da die 19er-Zeilen noch schräg standen, dies erst durch den Bruch $^{13}/_{31} = 150° 58′$ geschehen, der von dem Grenzwerth nur noch um 10 Minuten differirt.

1) Schwendener, Mechan. Theorie d. Blattst. Leipzig. 1878, p. 21.

Exemplar VII. Sammelort und -zeit wie bei VI. Die ziemlich symmetrisch gestaltete Galle war 9 mm lang und 7 mm breit. Die Blätter zeigten eine linksläufige Spiralstellung der Hauptreihe. Die 5er und 8er bildeten die Contactzeilen, die 13er verliefen noch schräg.

Aehnliches ergab die Untersuchung einer Anzahl anderer Gallen. In allen Fällen fand auf den 5er- und 8er-Parastichen die Berührung der Blattpolster statt. Meistens verliefen die 13er-Zeilen noch deutlich schräg. Nur an sehr unsymmetrisch ausgebildeten Gallen war dies bisweilen nicht der Fall.

B. Gallen an *Picea* spec.

Die Gallen wurden von mir am 15. Juli 1901 in Weggis am Vierwaldstätter See an einem ausländischen jungen Bäumchen gesammelt. Dasselbe stand in nächster Nähe der Exemplare von *Picea excelsa*. von denen die in No. I bis V beschriebenen Gallen herstammen. Die Missbildungen zeigten dieselbe fahle Farbe wie die der gemeinen Fichte, auch hatten sie dieselbe Form, dagegen waren die an der Gallbildung betheiligten Nadeln etwas länger, nämlich 3 bis 4 mm lang, und besassen denselben bläulichen Reif wie die normalen Nadeln dieser Art.

Exemplar I. Die Galle war 11 mm lang und 9 mm breit. Sowohl an dem mit der Galle endigenden Zweige als auch an dieser selbst standen die Blätter in rechtsläufiger Spirale. Während die Divergenz am Zweige $^5/_{13}$ betrug, entsprach dieselbe an der Galle etwa dem Bruche $^{13}/_{34}$.

Exemplar II. Die Galle war 10 mm lang und 8 mm breit. Die Nadeln folgten an ihr, sowie an dem sie tragenden Zweige einer linksläufigen Spirale mit der gleichen Divergenz wie bei I.

Exemplar III. Die Galle war 12 mm lang und 9 mm breit. Sie zeigte am Scheitel einen Büschel normal langer Nadeln. An dem mit der Galle endigenden Zweige standen die Blätter in linksläufiger Spirale mit der Divergenz $^5/_{13}$. An der Galle selbst waren die 13er-Zeilen schräg. Es konnten hier meistens die 21er-Zeilen als orthostich gelten, so dass also die Divergenz $^8/_{21}$ anzunehmen wäre.

Einige andere Gallen, die ich noch untersuchte, boten im wesentlichen dieselben Verhältnisse wie Exemplar I und II dar. Es war

an ihnen im allgemeinen die Divergenz $^{13}/_{34}$ zu beobachten. Nur an einem sehr unsymmetrisch gebildeten Exemplar verliefen die 13er-Zeilen zum grossen Theil wohl orthostich.

Sieht man von den stark unsymmetrisch gestalteten Exemplaren ab, so kann man für die von Adelges strobilobius erzeugten Gallen zusammenfassend den Satz aussprechen, dass an ihnen die Nadeln beinahe dieselben Divergenzen aufweisen, die man an den normalen vegetativen Knospen beobachtet. Es unterbleibt bei ihnen also fast ganz die geringe Torsion, die an den normalen Zweigen beim Austreiben statt hat. Auch in den Gallen hat zwar die Achse, mit der Knospe verglichen, eine beträchtliche Streckung erfahren, die hinter der normaler Sprosse kaum zurücksteht. Doch tritt auch eine beträchtliche Schwellung der Blattbasen ein, so dass an den Gallen nicht, wie bei den normalen Zweigen, der Contact zwischen den Blattbasen aufhört, sondern noch weiter bestehen bleibt. Es ist klar, dass unter diesen Verhältnissen eine etwaige tordirende Tendenz der sich streckenden Blattspurstränge wenig zum Ausdruck kommen kann. Immerhin tritt ein Wechsel der Contactzeilen ein, indem an den normalen Knospen sich die Nadeln auf den 13ern und 21ern oder den 8ern und 13ern, an den Gallen dagegen auf den 5ern und 8ern berühren. Es muss also bei der Gallbildung ein ein- bis zweimaliger Contactwechsel in dem Sinne der Entfernung vom Grenzwerth stattgefunden haben. Doch sind die Contactverhältnisse immer noch der Art, dass von den Partialwerthen des Kettenbruchs schon der Bruch $^{5}/_{13}$ ausserhalb der Oscillationsweite liegt. Wie ein Blick auf Fig. 14, Taf. XIIIa lehrt, ist auch auf den 13er-Zeilen noch theilweise beinahe Contact vorhanden, während er auf den 3er-Zeilen nirgends angenommen werden kann. Wir befinden uns also auf dem zu den Contactzeilen 5 und 8 gehörigen Theile der bekannten Schwendener'schen Zickzacklinie[1]) näher dem Wendepunkte, welcher dem Hinzutreten der 13er als Contactzeilen entspricht und für den der Divergenzwerth 138° 8′ beträgt, als dem Wendepunkte, bei welchem die 3er als Contactzeilen hinzutreten und für welchen die Divergenz 135° 55′ ausmacht. Dieser Lage entspricht nun in der That sehr gut der Näherungsbruch $^{13}/_{34} = 137° 39'$, der an den meisten Gallen ungefähr verwirklicht ist.

1) Schwendener, Ges. botan. Mitth., I. Bd., Taf. VII, Fig. 1.

XI. Gallen von Adelges (Chermes) Abietis auf *Picea excelsa*.

Auch diese Gallen haben das Aussehen kleiner Zäpfchen. Sie sind aber im allgemeinen etwas grösser als die vorstehend behandelten, und unterscheiden sich von ihnen im Sommer sehr leicht durch die grüne Farbe der geschwollenen Blattpolster und die rothbraunen „Mundsäume“. Gewöhnlich hemmen sie das Wachsthum der Zweige nur zeitweilig; nur selten treten sie als eigentliche Triebspitzengallen auf. Meistens findet man sie nur einseitig entwickelt. Die an der Gallbildung betheiligten Nadeln bleiben nicht so kurz wie an den Strobilobius-Gallen, sie werden hier reichlich 1 cm lang.

Ich sammelte Gallen dieser Art an einem alten starknadeligen Exemplar von *Picea excelsa* in Frutigen im Kanderthal (Berner Oberland) am 9. August 1901. Unter diesen fand sich jedoch nur eine, die wirklich als „Triebspitzengalle“ zu bezeichnen ist, indem sie thatsächlich das Wachsthum des Zweiges abschloss. Sie war 15 mm lang und maass im grössten Querdurchmesser 10 mm. Sie war nur einseitig ausgebildet. An ihr waren 22 Nadeln vergallt und 10 normal entwickelt. An dem die Galle tragenden Zweige standen die Nadeln in linksläufiger Spirale mit der Divergenz $^5/_{13}$; auch an der Galle setzte sich die Spirale mit der gleichen Wendung fort. An der geschwollenen Seite derselben standen die Blattbasen in Contact, und zwar waren die 5er und 8er die Berührungszeilen. An der nicht vergallten Seite sowie an den dieser benachbarten Theilen der geschwollenen Seite erschienen die 13er-Zeilen orthostich, dagegen verliefen diese im mittleren Theil der vergallten Seite ausgesprochen rechtsschief. Der Scheitel der Galle lag unsymmetrisch, der unvergallten Seite genähert. Derselbe war zur Zeit des Sammelns zwar noch nicht abgestorben, hatte aber nicht mehr junge Blattanlagen gebildet.

Auch an solchen Gallen, mit denen der Zweig sein Wachsthum nicht abschliesst, herrschen die gleichen Contactverhältnisse zwischen den vergallten Blattbasen. Dieselben entsprechen übrigens vollständig denjenigen, die man an den stark unsymmetrisch gebildeten Strobilobius-Gallen findet. Es dürfte daher genügen, mit diesen wenigen Worten auch auf diese Gallen hingewiesen zu haben. Sie sind wegen der unsymmetrischen Ausbildung für Blattstellungsfragen weniger geeignete Objecte.

Zusammenfassung.

Die untersuchten Gallen wurden in nachstehender Reihenfolge besprochen:

1. Gallen von Dichelomyia (Cecidomyia) rosaria auf *Salix alba* und *S. fragilis.*
2. Gallen von Cecidomyia Taxi auf *Taxus baccata.*
3. Gallen von Andricus fecundatrix auf *Quercus Robur (pedunculata).*
4. Gallen von Rhopalomyia (Cecidomyia) Artemisiae auf *Artemisia campestris.*
5. Gallen von Dichelomyia capitigena (Cecidomyia Euphorbiae z. Th.) auf *Euphorbia Cyparissias.*
6. Cecidomyine- Gallen auf *Galium silvestre.*
7. Gallen von Andricus inflator auf *Quercus Robur (pedunculata).*
8. Gallen von Isosoma hyalipenne auf *Calamagrostis (Ammophila) arenaria.*
9. Gallen von Phytoptus psilaspis auf *Taxus baccata.*
10. Gallen von Adelges (Chermes) strobilobius auf *Picea excelsa* und *Picea* spec.
11. Gallen von Adelges (Chermes) Abietis auf *Picea excelsa.*

Da sich am Ende jeder Nummer ein die Einzelbeobachtungen zusammenfassender Abschnitt befindet, so erübrigt zum Schluss nur eine Zusammenstellung der Ergebnisse nach allgemeineren Gesichtspunkten.

Unter den besprochenen Triebspitzengallen können wir zunächst zwei Hauptgruppen unterscheiden:

I. solche, bei denen der Knospenscheitel durch den thierischen Reiz zu stärkerem Wachthum angeregt wird, — hierhin gehören die unter No. 1 bis 4 behandelten Gallen sowie zum Theil auch No. 8; —

II. solche, bei denen der Knospenscheitel in Folge der Gallbildung seine Thätigkeit einstellt und abstirbt. — Hierhin sind im allgemeinen alle anderen der besprochenen Gallen zu rechnen. —

Während in der zweiten Gruppe nur die eventuelle Veränderung in der Stellung der schon in der Knospe vor der Infec-

tion vorhandenen Blätter zu untersuchen war, bildete bei den Gallen der ersten Gruppe auch die Art des Anschlusses der Neubildungen den Gegenstand der Untersuchung.

In den meisten Fällen trat durch den thierischen Reiz eine Vergrösserung des Stammdurchmessers ein. Nur bei No. 9 blieb die Achse wohl unverdickt.

Die Grösse und Form der Blattbasen wurde in verschiedener Weise beeinflusst.

Es ergeben sich in Bezug hierauf folgende Gruppen:

1. Die Vergrösserung des Stammdurchmessers übertrifft die der Blattbasen, so dass sich also eine Abnahme in der relativen Grösse der Blätter ergiebt.

a) Die Grössenabnahme findet allmählich und gleichmässig statt. Dieser Fall wurde nur bei spiraliger Blattstellung beobachtet und führte, wie es die mechanische Theorie erfordert, zu einem Vorrücken der Contactzeilen und zu einer grösseren Annäherung der Divergenzen an den Grenzwerth. (Vgl. die unter No. 1 besprochenen Gallen sowie die Verschiebungen der äusseren Blätter von No. 3 und zum Theil auch von No. 4.)

b) Die Grössenabnahme findet sprungweise und ungleichmässig statt. Die Blattstellung wird zu einer regellosen. (Vgl. die Stellung der inneren Blätter von No. 3 und 4 sowie auch zum Theil von No. 8.)

2. Die Vergrösserung des Stammdurchmessers und die Verbreiterung der Blattbasen findet in ungefähr gleich starkem Maasse statt, so dass die relative Grösse der Blätter ungeändert bleibt. Auch die Blattstellung erfährt dann keine Veränderung (Hierhin im allgemeinen No. 2, 5, 6 und 7.)

3. Die Vergrösserung der Blattbasen übertrifft die des Stammdurchmessers, so dass sich also eine Zunahme der relativen Grösse der Blätter ergiebt.

a) Die Grössenzunahme findet allmählich und gleichmässig statt. Der Fall kam nur bei spiraliger Blattstellung zur Beobachtung und führte, in Uebereinstimmung mit der mechanischen Theorie, zu einem Rückgang der Coordinationszahlen der Contactzeilen im Sinne der Entfernung der Divergenzen vom Grenzwerth. (Hierhin gehören im allgemeinen No. 10 und 11.)

b) Die Grössenzunahme der Blätter findet **ungleichmässig** statt. Die Blattstellung wird unregelmässig. (Hierhin No. 9 und zum Theil auch das Innere von No. 3 und 4.)

In allen Fällen stand die beobachtete Blattstellung mit den vorhandenen mechanischen Factoren in völligem Einklang.

Zehlendorf bei Berlin, im Januar 1902.

Figuren-Erklärung.

Alle Figuren, mit Ausnahme von Fig. 1, 7 und 8, sind in ihren Umrissen mit Hilfe der Camera lucida aufgenommen und dann photographisch verkleinert worden.

Tafel XII.

Fig. 1. Medianer Längsschnitt durch eine Galle von Dichelomyia (Cecidomyia) rosaria auf *Salix alba*. Habitusbild, Vergr. 2fach. L = Larvenkammer.

Fig. 2. Querschnitt durch eine Galle der gleichen Art, dicht über der Larvenkammer geführt. Vergr. 20fach.

Fig. 3. Centraler Theil eines Querschnitts durch eine Galle gleicher Art, der die Larvenkammer dicht über dem Stammscheitel getroffen. Vergr. 20fach.

Fig. 4. Querschnitt durch die Larvenkammer einer Galle der gleichen Art, oberhalb des Scheitels geführt. Vergr. 20fach.

Fig. 5. Tiefer geführter Querschnitt durch dasselbe Object, den Stammscheitel (S) enthaltend. Vergr. 20fach.

Fig. 6. Querschnitt durch eine kleinere Galle derselben (?) Art, in mittlerer Höhe der Larvenkammer geführt. Vergr. 15fach.

Fig. 7. Medianer Längsschnitt durch eine Galle von Andricus fecundatrix auf *Qercus Robur* (*pedunculata*). Habitusbild. Vergr. 2fach.

Fig. 8. Desgl. von unsymmetrischer Form.

Tafel XIIIa.

Fig. 9. Stück eines Querschnitts durch eine Galle von Andricus fecundatrix. Vergr. 10fach.

Fig. 10. Querschnitt durch eine Galle von Cecidomyia Taxi auf *Taxus baccata*, dicht unterhalb des Scheitels geführt. Vergr. 20fach. Spiralige Blattstellung mit Divergenzen der Hauptreihe.

Fig. 11. Desgl. Centraler Theil. Vergr. 40fach. Spiralige Blattstellung nach der Nebenreihe 1, 3, 4, 7, 11, 18, 29 . . . .

Fig. 12. Innerer Theil eines Querschnitts durch eine Galle der gleichen Art, durch die Larvenkammer dicht über dem Stammscheitel geführt. Vergr. 40fach. Stellung der Hauptreihe.

Fig. 13. Medianer Längsschnitt durch eine Galle der gleichen Art. Vergr. 20fach.

Fig. 14. Stück einer Galle von Adelges (Chermes) strobilobius auf *Picea excelsa*, Oberflächenansicht. Vergr. 4 fach.

Tafel XIIIb.

Fig. 15. Querschnitt durch eine Galle von Andricus fecundatrix auf *Quercus Robur (pedunculata)*. Vergr. 15 fach.

Fig. 16. Innerster Theil eines Querschnitts durch eine Galle von Isosoma hyalipenne auf *Calamagrostis* (*Ammophila arenaria*. Vergr. 20 fach.

Fig. 17. Centraler Theil eines Querschnitts durch eine Galle von Phytoptus psilaspis auf *Taxus baccata*. Vergr. 20 fach. *S* = Scheitel.

Fig. 18. Theil eines Querschnitts durch eine Galle von Rhopalomyia (Cecidomyia) Artemisiae auf *Artemisia campestris*. Vergr. 15 fach. *L.-K.* = Larvenkammer.

Cytologische Studien über die endotrophen Mykorrhizen.

Von

K. Shibata.

Mit Tafel XIV und XV.

Es ist ein grosses Verdienst Frank's, bei den in einzelnen Fällen längst bekannten und schon von Pfeffer (I, p. 497) als eine ernährungsphysiologische Symbiose angesprochenen Mykorrhizen eine allgemeine Verbreitung nachgewiesen und ihre hohe Bedeutung für den Naturhaushalt hervorgehoben zu haben. Das Problem der Mykorrhizensymbiose hat im Verlauf der letzten Jahre durch eine Reihe wichtiger Arbeiten von Janse (I), Stahl (I), W. Magnus (I), Macdougal (I), Nobbe und Hiltner (I) u. A. wesentliche Vertiefung und Belebung erfahren. Trotzdem dürfen noch manche diesbezügliche Hauptfragen kaum als erledigt betrachtet werden, und es tauchten auch neuerdings verschiedene Hypothesen, die eines sicheren empirischen Bodens entbehren, auf diesem Forschungsgebiete auf. Auf Anregung von Herrn Prof. M. Miyoshi habe ich mich seit einigen Jahren mit dem Studium von einheimischen Mykorrhizenpflanzen beschäftigt. Es schien mir zunächst die vergleichend-cytologische Untersuchung der wichtigeren Mykorrhizenformen sehr erwünscht, weil sie nicht bloss als die Grundlage der weiteren physiologisch-biologischen Forschung dienen, sondern zugleich etwas zur allgemeinen Cellularphysiologie und -pathologie beitragen kann. Im nachstehenden sollen die Ergebnisse meiner Studien über einige endotrophe Mykorrhizen mitgetheilt werden. Die Literatur, Untersuchungsmethoden u. s. w. werden zweckmässig im speciellen Theil weiter unten angeführt.

An dieser Stelle möchte ich vor allem meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Miyoshi, meinen ergebensten Dank für seine liebenswürdige Unterstützung und Anregung ausdrücken.

I. *Podocarpus.*

O. Kellner soll die kugeligen Knöllchen, die in Unmenge die feineren Wurzeln von *Podocarpus chinensis*, einer stattlichen einheimischen Conifere, besetzen, zuerst beobachtet haben. Dieselben Gebilde hat Tubeuf (I, p. 45) bei *Podocarpus Nageia* und *P. nerii-folia* gesehen. Die Knöllchenbildung von *P. chinensis* beansprucht unser hohes Interesse, weil dieselbe nach den Versuchen von Nobbe und Hiltner (I, p. 244) diese Pflanze zur Assimilation des freien Stickstoffs befähigt. Diese Angabe ist um so merkwürdiger, als hierbei der Knöllchensymbiont kein Bakterium, sondern ein echter Fadenpilz ist. Da von diesen interessanten Knöllchengebilden bislang nichts Näheres bekannt war, so unternahm ich ein eingehendes Studium der auffallenden cytologischen Veränderungen, die sich in den Knöllchenzellen abspielen. Zwar hat Janse (I, p. 67) die Bauverhältnisse der Knöllchen und den sie bewohnenden Pilz von *Podocarpus cupressinus* untersucht, doch sagte er dabei nur: „Partout le noyau et les bandelets de Protoplasme sont intactes à côte des pelotes de l'endophyte". Dass dies jedoch in unserem Falle durchaus nicht zutrifft, ist aus der nachfolgenden Darstellung zu ersehen.

Die Wurzelknöllchen von *Podocarpus chinensis* und *P. Nageia*, die mir reichlich zur Verfügung standen, wurden in allen Jahreszeiten untersucht. Die Befunde an beiden Arten stimmen mit einander so vollkommen überein, dass die gesonderte Darstellung keinen Zweck haben würde.

Zur Fixirung des Materials wurde vornehmlich Flemming-sche Chromosmiumessigsäure und Kaiser's Sublimatessiglösung angewandt. Die Färbung der meist 5—10 μ dicken Mikrotomschnitte geschah mittelst Flemming's Safranin-Gentianaviolett-Orange, Heidenhain's Eisenhaematoxylin, Fuchsinjodgrüngemisch etc. Die verschiedenen mikrochemischen Reactionen wurden ferner an den frischen Objecten ausgeführt.

Die Knöllchen stellen eigentlich eine Modification der Seitenwurzeln dar und sind an den Mutterwurzeln in zwei Reihen dicht angeordnet. Sie sind meist kugelig mit einem Durchmesser von 0,5—1 mm. Fig. 1 stellt ein sich an die Mutterwurzel ansetzendes Knöllchen dar. Der Centralcylinder mit dem axilen Leitstrang ist von der Endodermis allseitig umschlossen. Nachdem ein Knöllchen

seine begrenzte Lebensdauer durchlaufen hat, geht die Spitzenregion des Centralcylinders innerhalb der Endodermis in einen meristematischen Zustand über und wächst zu einem neuen Knöllchen heran. Auf dieses sogenannte intermittirende Wachsthum und die anatomischen Einzelheiten kann ich hier nicht eingehen und verweise in dieser Hinsicht auf die Arbeit Janse's (I, p. 67).

Die kräftigen Mycelien des endophytischen Pilzes erfüllen in dichtem Knäuel alle geräumigen Knöllchenzellen (Rindenparenchym), bis auf die Endodermis (Fig. 1, Taf. XIV). Die letztere und die Centralcylinderelemente sind niemals vom Pilz inficirt. Einige der äussersten Zellschichten der Knöllchen beherbergen jedoch meist keine oder nur spärliche derbe Pilzfäden, die eine ungemein dicke Wandung besitzen. Die Zellhaut des Pilzfadens reagirt wie gewöhnlich auf ‚Pilzcellulose', und der plasmatische Inhalt weist oft schaumige Structur auf. Die zahlreichen, chromatophilen Zellkerne sind leicht in den Hyphen nachweisbar und theils von rundlicher, theils von amöboider Gestalt. Also handelt es sich hier ohne Zweifel um einen echten Fadenpilz, dessen systematische Stellung nicht ohne weiteres bestimmt werden kann. Das Fehlen der Querwände in den Hyphen beweist hier nichts, da die Septirung oftmals in intracellular lebenden Mycelien ausbleibt, wie ich mich anderweitig überzeugt habe (siehe unten bei *Psilotum*). Jedenfalls kann ich die Ansicht Nobbe's (I, p. 245) theilen, dass man es hier mit einem zu den Peronosporeen gehörigen Pilz zu thun hat. Ich habe, wie es noch unten näher gezeigt werden wird, bei diesen intracellularen Hyphen eine schöne Chitinreaction erzielt, die jedoch nach C. van Wisselingh (I, p. 658) bei Peronosporeen niemals eintreten soll.

Die äusserst fein verzweigten Hyphen in den inneren Knöllchenzellen endigen oft in unregelmässige, knollenartige Körper, die von Janse (I, p. 156) „Sporangiolen“ genannt werden. Sie sind im lebenden Zustand stark lichtbrechend, und bei fixirten Präparaten weisen sie keine weitere Structur auf. Sie sind ferner gegen verschiedene Reagentien widerstandsfähig und durch künstlichen Magensaft unverdaulich. Sie bestehen demnach hauptsächlich aus der Pilzhautsubstanz, mit welcher sie auch gleiche Färbung annehmen. Etwas seltener treffen wir die „Vesikel“, die blasenartigen Auftreibungen der Hyphen, an (vgl. Janse I, p 144). Sie enthalten im jugendlichen Zustand dichten Plasmainhalt und zahlreiche Kerne, und im älteren Zustand reichliche Fetttropfen.

Fast gleichzeitig in allen Zellen eines Knöllchens tritt die Desorganisationserscheinung der riesig entwickelten Mycelienmasse auf. Der plasmatische Inhalt der Hyphen geht zuerst verloren, und die dünnen Hyphenwände schrumpfen mehr oder minder zusammen. Demnächst verschwinden allmählich auch die Pilzhäute und dann die Sporangiolen (Fig. 9 u. 10, Taf. XIV), so dass zuletzt in den Knöllchen fast gar nichts vom Pilz übrig bleibt. Diese auffallende Erscheinung muss wohl als ein Verdauungsact der Wirthszellen aufgefasst werden, wie es noch unten gezeigt wird. Uebrigens konnte ich in den Knöllchenzellen kein ausdauerndes Pilzorgan auffinden.

Die neugebildeten Knöllchen erreichen zuweilen ihre volle Grösse, trotzdem keine Spur von Pilzinfection zu finden ist. Jedoch scheint die vollkommene Ausbildung der Zellwände und ihrer Verdickungsleisten nur dann stattzufinden, wenn eine Infection mit dem Pilz erfolgt ist. Gewöhnlich werden die Knöllchen schon während ihres Wachthums seitens der Mutterwurzeln von Pilzfäden inficirt. Die noch nicht vom Pilz befallenen Knöllchenzellen weisen einen normalen Bau auf; sie besitzen wandständiges Protoplasma und je einen Zellkern. In den meristematischen Knöllchenzellen besitzt der rundliche Zellkern ein schönes Lininnetzwerk, an dessen Knotenpunkten sich zahlreiche, stark färbbare Chromatinkörnchen und mehr als zwei grosse Nucleolen befinden, wie es in Fig. 2, Taf. XIV abgebildet ist. Der übrige Kernraum nimmt hierbei keinen Farbstoff auf. Aber die ruhenden Kerne in den völlig ausgebildeten Knöllchenzellen erscheinen in ihrem Innern nicht mehr durchscheinend, sondern sie sind von der trüben, schwach färbbaren Grundsubstanz erfüllt. Die zahlreichen Chromatinkörnchen liegen zerstreut im ganzen Kernraum, ohne dass jedoch das Liningerüst scharf hervortritt (Fig. 3, Taf. XIV).

Nun ruft der eindringende Pilz eine auffallende Reaction der Wirthszellen hervor. Das Cytoplasma wird vermehrt und sieht feinkörnig aus. Der Zellkern nimmt an Volum zu und gestaltet sich unregelmässig. Dann wird er in die Länge ausgezogen (Fig. 4, Taf. XIV) und schnürt sich in der Mitte ein. Der bisquit- oder hantelförmige Kern wird dann in seiner schmalen Verbindungsstelle zerrissen. Es liegt uns hier also eine ganz typische amitotische Kerntheilung vor. In Fig. 5 und 6, Taf. XIV sind verschiedene Stadien der directen Theilung abgebildet. Diese Processe wiederholen sich oft mehrmals in derselben Zelle, so dass jede vom Pilzmycel erfüllte Zelle schliesslich zwei bis mehrere Kerne erhält (Fig. 8, Taf. XIV);

ich habe in einer Zelle bis acht Kerne gezählt. Die Theilkerne rücken auseinander und vertheilen sich gleichmässig in dem Mycelknäuel in der Zelle (Fig. 8 u. 9, Taf. XIV). Die so vermehrten Kerne nehmen oft amöboide Gestalt an und gleichen ungefähr einander in ihrer Grösse[1]) und Structur (Fig. 7 u. 8, Taf. XIV). Da ich bei Durchmusterung recht zahlreicher Knöllchenpräparate in diesem Stadium kein einziges Mal die karyokinetische Figur angetroffen habe, so muss die Kernvermehrung ausschliesslich in der eben angegebenen directen Weise erfolgen.

Hand in Hand mit obiger amitotischer Vermehrung geht die Veränderung des tinktionellen Verhaltens der Kerne. Die Grundsubstanz der Kerne nimmt immer begieriger Farbstoffe auf, sodass zuletzt der ganze Kern wie eine compacte chromatische Masse aussieht, in welcher einzelne Chromatinkörner und Nucleolen nur mit Schwierigkeit unterschieden werden können (Fig. 7, Taf. XIV).

Während die Pilzverdauung stattfindet, beharren die Zellkerne in so hochgradig verändertem Zustand. Gegen das Ende des Processes verlieren jedoch die Kerne die Färbbarkeit ihrer Grundsubstanz und runden sich wieder ab. Also: in solchen vielkernigen Knöllchenzellen[2]), in welchen die Pilzmycelien bis auf einen unscheinbaren Rest verschwunden sind, erscheinen die Kerne ganz normal und sehen gleich denen im Ruhezustand aus (Fig. 9, 10, 12 u. 13, Taf. XIV). Die durch die Verdauung von der Pilzmasse befreiten Knöllchen collabiren sämmtlich und sterben ab, ausgenommen ihre Centralcylinder, an deren Spitze neue Knöllchen angelegt werden.

Das weitere Schicksal der mehrzähligen Kerne in solchen entleerten Knöllchenzellen bietet einiges Interesse dar. Sehr oft trifft man in solchen Zellen Kerne an, die in innigem Contact in einer gemeinsamen, dichten Plasmamasse eingebettet liegen (Fig. 10, Taf. XIV). Ob dieses schliesslich zur Verschmelzung führt, wie es zur Zeit auch in vielkernigen Endospermzellen einiger Coniferen (Strasburger I, Jäger I, p. 260) beobachtet worden ist, kann ich nicht bestimmt sagen. Während sich die meisten dieser Kerne ohne weiteres desorganisiren, trifft man oft in denselben Zellen ungemein hypertrophirte Kerne an, um welche sich dichte Plasmamassen an-

1) Mit einem Durchmesser von 6—8 μ.

2) Nach der neuesten Beobachtung von W. Arnoldi (I, p. 469) sollen auch die Endospermzellen von *Podocarpus chinensis* vielkernig sein. Die Kernvermehrung in den Endospermzellen von *Taxus* erfolgt nach Jäger (I, p. 259) in amitotischer Weise.

sammeln (Fig. 14, Taf. XIV). Derartige Kerne gehen sofort zur Prophase über (Fig. 15, Taf. XIV) und vollziehen alsdann die Theilung in indirecter Weise. Die hier stattfindende Karyokinese verläuft in üblicher Weise, wie es in Fig. 17, 18 und 19, Taf. XIV dargestellt ist, unter Ausbildung distincter, langer Tochterchromosomen, deren Zahl ich mit Sicherheit als 12 ermitteln konnte (Fig. 17 u. 18, Taf. XIV). Dennoch bleibt hierbei die Differenzirung der Spindelfasern aus; an deren Stelle sieht man die homogene, zum Theil vacuolige Kinoplasmamasse, die mit Gentianaviolett leichte Färbung annimmt. Ferner kommt die Zellplatte nie zur Ausbildung (Fig. 16 links u. 19, Taf. XIV). Diese eben durch Karyokinese getheilten Kerne theilen jedoch das gleiche Schicksal mit ihren Schwesterkernen und eilen sogleich zur Degeneration in den collabirenden Knöllchenzellen. Die eben beschriebene Erscheinung verdient unsere besondere Aufmerksamkeit, denn erstens: diese Karyokinese tritt in bald absterbenden Kernen ein und bringt keine weitere Entwicklungsphase mit sich; und zweitens: die Karyokinese findet gerade in den Kernen statt, die, wie oben gezeigt, vorher durch wiederholte amitotische Theilung entstanden sind. Auf botanischem sowie zoologischem Gebiete bestanden bekanntlich eine lange Reihe von Controversen über die physiologische Bedeutung der amitotischen Kerntheilung (vergl. Flemming II, p. 78ff). Erst neulich hat Nathansohn (I, p. 48ff), im Gegensatz zur weit verbreiteten Ansicht vom Rath's und Ziegler's (I, p. 372ff), den Beweis geliefert, dass bei *Spirogyra* die mehrfach in directer Weise getheilten Kerne auch noch zur normalen, mitotischen Theilung befähigt sind. Wir sind in der Lage, auf Grund der oben dargestellten Beobachtung dasselbe auch für unsere Pflanze behaupten zu dürfen. Es ist ferner sehr interessant, zu beobachten, dass diese in entleerten Knöllchenzellen stattfindende Karyokinese in Zahl und Anordnung der Chromosomen von der normalen mitotischen Theilung der vegetativen Kerne kaum abweicht. Ich habe die Karyokinese im Wurzelmeristem von *Podocarpus Nageia* genauer studirt und stellte ebenfalls zwölf Segmente auf einer Seite der Kernplatte fest. In Fig. 20—24, Taf. XIV sind einige Fälle von einer solchen normalen Karyokinese abgebildet. Es folgt demnach, dass die Zahl der Chromosomen, deren gesetzmässiges Verhalten bei der Karyokinese grosses Interesse erregte, keine Veränderung durch die vorhergehende Amitose erlitten hat. Ziegler (I, p. 374) sagte: „Es ist schon a priori wenig wahrscheinlich, dass Kerne, welche

durch amitotische Theilung entstanden sind, sich jemals wieder durch Mitose theilen; denn bei der amitotischen Kerntheilung findet die Vertheilung des Chromatins in einer rohen und meist sehr unregelmässigen Weise statt; in Folge dessen hätte die Mitose, welche eine gesetzmässige und durchaus gleichmässige Theilung des Chromatins bewirkt, nachher gar keine Bedeutung und keinen Werth mehr, oder sie würde wenigstens ganz unverständlich bleiben". Aus meiner obigen Erörterung geht jedoch gerade das Gegentheil hervor, und ich glaube, dass künftige ähnliche Beobachtungen an anderen Objecten die Bestätigung meiner Befunde bringen werden[1]). Was die veranlassende Ursache für diese nicht zu rechter Zeit erfolgende Karyokinese anbetrifft, so würde die Uebererernährung der betreffenden Kerne mit den Producten der Pilzverdauung hierbei in erster Linie in Betracht kommen. Auch könnte die übermässige Ansammlung von dichter Plasmamasse um den Kern, die sich ähnlich dem Kinoplasma mit Gentianaviolett färbt, wahrscheinlich hiermit in Zusammenhang stehen (Fig. 12—15, Taf. XIV). Nach Huie (I, p. 408, 424) und Rosenberg (I, p. 73) soll in den Kernen der mit Fleisch u. a. gefütterten Drüsenzellen von *Drosera* eine der Prophase ähnliche Veränderung eintreten, die jedoch keine weiteren Theilungsphasen einleitet[2]).

Wir wollen nun unser Augenmerk auf den Modus der Symbiose richten. Magnus (I, p. 53) hat im Anschluss an die Ansicht Frank's (III, p. 404) mit Bestimmtheit darauf hingewiesen, dass in den von ihm untersuchten Orchideen-Mykorrhizen die endophytischen Pilze wirklich der Verdauung unterliegen. Wir müssen auch in unserem Falle, nach Erwägung sämmtlicher beobachteter Veränderungen in den Knöllchenzellen, auf eine actuell stattfindende Verdauung schliessen. Der weiter unten sich findende Nachweis eines proteolytischen Enzymes in den Knöllchen bestätigt diese Ansicht und macht zugleich die Analogie mit den Insectenfressern viel inniger.

Da, in diesem Falle, die aus Chitin bestehende Pilzhaut auch nahezu völlig verdaut wird, so muss naturgemäss ein chitinlösendes

1) Auch Flemming äusserte sich über die Ansicht Ziegler's folgendermassen: „Dies scheint mir etwas zu hart; ich sehe auch nicht, wodurch es bei heutigem Wissensstande allgemein bekräftigt werden könnte. Man kann, um irgend ein Beispiel zu nehmen, nicht beweisen, dass die Töchter einer der Spermatogonienzellen im Salamanderhoden, welche durch die Meves'sche Form der Amitose entstanden sind, nicht wiederum sich mit Mitose sollten theilen können" (II, p. 79).

2) Vergl. Pfeffer III, p. 48, 179.

Enzym vom Wirthszellplasma abgesondert werden. Es müssen deshalb auch die stickstoffhaltigen Zerfallsproducte des Chitins der Wirthspflanze zu Gute kommen, so dass die Ausnutzung der Pilzsubstanz seitens der Wirthspflanze hierbei eine nahezu vollkommene ist.

Die Knöllchen sind keine bleibenden Gebilde, so dass sie nach vollständiger Resorption der Pilzsubstanzen stets abgeworfen und durch neue ersetzt werden[1]). Sie sind also als ein speciell für die Pilzzüchtung und -verdauung eingerichtetes Organ aufzufassen und man kann *Podocarpus* mit Recht als eine sehr alte und hochentwickelte Mykorrhizenpflanze betrachten.

Es fragt sich nun: Wie ernährt sich der endophytische Pilz? Ob er wirklich den freien Stickstoff assimilirt, oder ob er auf die Benutzung von Ammoniaksalzen (Pfeffer II, p. 359) oder Humussubstanz (vergl. Reinitzer I, p. 69)[2]) als Stickstoffquelle angewiesen ist, müssen erst ausgedehnte experimentelle Studien, die ich schon in Angriff genommen habe, entscheiden. Es sei hierzu bemerkt, dass die Pilzmycelien in den Knöllchen nur eine äusserst spärliche Verbindung nach aussen besitzen, so dass die Stoffaufnahme ausschliesslich von der Wirthspflanze besorgt werden muss (vergl. Magnus I, p. 54).

Die Knöllchenzellen enthalten in den verschiedenen Entwicklungsstufen gar keine oder nur spärliche, winzige Stärkekörner, während der dort reichlich vorhandene reducirende Zucker nach der Pilzbesiedelung stark abnimmt, so dass er anscheinend den wachsenden Pilzmycelien zu Gute kommt. Dieser Zucker stammt ohne Zweifel aus den Stärkekörnern, die in den Centralcylinderzellen in grosser Menge aufgespeichert sind.

Im folgenden möchte ich einiges über die Deutung der beobachteten cytologischen Veränderungen beifügen, und ich will zunächst mit der erwähnten amitotischen Kernmultiplication anfangen. Es ist ohne weiteres klar, dass diese Kernvermehrung in den Knöllchenzellen mit der Pilzinfection in directem Zusammenhang steht. Wenn in den ausgebildeten Knöllchen die Pilzinfection zufällig ausbleibt, dann weisen alle Zellen derselben nur je einen Kern auf. Janse (I, p. 178) hat die Kernfragmentation nur in einem einzigen Fall (von *Lecanorchis javanica*) bei 76 von ihm

1) Hierdurch ist der von Groom (I, p. 350) gegen Frank's Auffassung erhobene Einwand, dass der Inhalt der älteren Hyphen möglicher Weise nach jüngeren Partien abgeführt wird, natürlich hinfällig. Vergl. Grevillius I, p. 451.

2) Vergl. hierzu auch Höveler I, p. 315.

untersuchten Mykorrhizenpflanzen beobachtet. Wir finden auch in den Angaben Cavara's (I, p. 6)[1]) und Dangeard's (I, p. 305)[2]) Andeutungen für dieselbe Erscheinung. Ferner hat Magnus (I, p. 43) bei *Orchis* und *Listera* die Kernfragmentation gesehen. Abgesehen von obigen Orchideen-Arten liegen uns in der Mykorrhizenliteratur bislang keine ähnlichen Angaben vor. Uebrigens sehen wir in den schönen Arbeiten von Nawaschin (I, p. 422) und Toumey (I, p. 50), dass in den von Myxomyceten inficirten Zellen von gewissen Pflanzen keine Kernvermehrung eintritt. Dass jedoch Janse (I, p. 68) auch bei *Podocarpus cupressinus* keine solche Erscheinung nachgewiesen, möchte vielmehr auf dem Umstand beruhen, dass bei dem frischen Material die den Kernen ähnlichen „Sporangiolen" auf die Beobachtung störend eingewirkt haben. Bei den von Thieren verursachten Missbildungen der Pflanzentheile sieht man öfters die Kernfragmentation (Molliard I, p. 38 u. s. w). Bei diesen letzten Fällen, und auch bei thierischen Carcinomen, Sarcomen etc., ist jedoch die Bedeutung der dabei stattfindenden Kernvermehrung noch völlig unklar. Dagegen haben wir in anderen Fällen die Vielkernigkeit als eine zweckdienliche Einrichtung seitens der Zelle für die gesteigerte vegetative Thätigkeit zu betrachten. Chun (I)[3]) hat die von ihm beobachtete amitotische Kernvermehrung in den Endodermzellen von Siphonophoren gerade in diesem Sinne erklärt. Aehnliches soll auch für die Vielkernigkeit gelten, die vielfach bei gewissen Bastzellen (Haberlandt II, p 138), Tapetenzellen (Rosenberg I, p. 106), Embryosackauswüchsen (Buscalioni II, p. 105), Endospermzellen einiger Coniferen (Jäger I, p. 259; Arnoldi I, p. 468), sowie bei einigen thierischen Drüsenzellen (Wilson I, p. 115) beobachtet wurde. Da man schon lange den Zellkern als ein Centrum gewisser Zellenthätigkeit erkannt hat, so möchte die gleichmässige Vertheilung der amitotisch getheilten Kerne in den Knöllchenzellen auch wohl auf die Vermehrung derartiger Activitätscentren abzielen[4]). Magnus (I, p. 51) hat schon die Kernfragmentation bei den Orchideen-Mykorrhizen so gedeutet, dass es sich hierbei um die zweckmässige Vertheilung der Kernsubstanz für die Regulirung der Cellulosesecretion bei der Klumpenbildung handelt. Weil nun in unserem Falle keine derartige

1) *Vanilla planifolia.*

2) *Ophrys aranifera.*

3) Vergl. Flemming II, p. 79.

4) Vergl. hierzu Strasburger II.

Klumpenbildung stattfindet, so ist es ganz klar, dass die Vermehrung der Kerne hierbei in erster Linie die wirksamere Beherrschung der der Verdauung unterliegenden Pilzmasse bezweckt. Die Bedeutung der Zellkerne für die intracellulare Verdauung geht aus den Versuchen Hofer's (I, p. 169) und Verworn's (I, p. 88) deutlich hervor. Die zugleich auftretende, mit Oberflächenvergrösserung verbundene amöboide Gestaltsveränderung der Kerne deutet auf die rege Wechselwirkung zwischen ihnen und der Umgebung hin, wie es vielfach bei thierischen und pflanzlichen secretorischen Zellen beobachtet wurde (Korschelt I, p. 60—78).

Was speciell den Theilungsmodus der Kerne anbetrifft, so sind wir berechtigt, die hier auftretende Amitose keineswegs als eine Absterbeerscheinung, sondern, wie schon dargelegt, wohl als ein der Karyokinese physiologisch gleichwerthiges und zugleich schneller zum Ziel führendes Mittel der Kernvermehrung zu betrachten. Die oben angedeutete Kernvermehrung in gewissen pflanzlichen und thierischen Zellen scheint ebenfalls in amitotischer Weise zu erfolgen [1]). Es ist übrigens nicht sogleich anzunehmen, dass die Pilzinfection etwa auf den Vorgang der karyokinetischen Theilung hemmend einwirken könne, da nach Nawaschin (I, p. 420) bei den von *Plasmodiophora* inficirten Zellen der Kohlpflanze die Karyokinese ganz in normaler Weise verläuft.

Während der Pilzverdauung erscheint der Kern, wie schon gesagt, wie eine compacte chromatische Masse (Fig. 7, Taf. XIV). Diese Erscheinung macht auf den ersten Blick den Eindruck, als ob die Kerne in der oft beschriebenen chromatolytischen (Flemming I, p. 222) oder karyophthisischen (Rabl I, p. 448) Degeneration begriffen seien. Dennoch kommt hierbei die Steigerung der Färbbarkeit der Kerne nie durch das Zussammenfliessen der Chromatinkörner zu Stande, sondern durch die vermehrte Affinität der Kerngrundsubstanz zu den „Chromatin-Färbemitteln". So kann man besonders durch die Anwendung der stärkeren Systeme in dem fast homogen gefärbten Kern einzelne Chromatinkörner und Nucleolen deutlich wahrnehmen. Ein vorübergehendes Stadium von „Chromatinballung", wie es von Magnus (I, p 37) bei *Neottia* beschrieben wurde, kommt in unserem Fall nicht zum Vorschein, und wir sind berechtigt, viel Gewicht auf die Hyperchromatie der

1) Interessante Angaben über die amitotische Kerntheilung in den Endospermzellen von *Vicia*, *Lupinus*, *Leucojum* u. a. findet man bei Buscalioni I, p. 288 u. s. w.

Kerngrundsubstanz zu legen. Wir haben durch das interessante Werk A. Fischer's (II, p. 73ff) gelernt, wie sorgfältig man dabei verfahren muss, um aus einem gewissen Tinctionsverhalten einen bestimmten Schluss auf die chemische Natur der Zell- oder Kernbestandtheile zu ziehen. Dennoch, glaube ich, deutet die gesteigerte Färbbarkeit der Kerngrundsubstanz wenigstens auf eine Stoffzunahme oder ein Dichterwerden derselben hin. Ich habe die Schnitte der Knöllchen durch Pepsinlösung (mit Zusatz von 0,2 proc. Salzsäure) 24 Stunden lang bei 45° C. verdauen lassen und nachher mit Fuchsin S-Methylenblau-Gemisch behandelt (vergl. Zacharias II, p. 185). Es zeigte sich dann, dass die Grundsubstanz der betreffenden Kerne ganz gleichmässig und intensiv blau gefärbt war, ganz gleich wie bei intacten, frischen Schnitten. Auch gab die Lilienfeld'sche Phosphorreaction dem ganzen Kern eine braunschwarze Färbung. Also haben wir es hierbei sehr wahrscheinlich mit einer Zunahme der nucleinartigen Verbindung in der Kerngrundsubstanz zu thun, wie es schon wegen des tinctoriellen Verhaltens vorauszusehen ist. Dass es sich bei dieser Stoffzunahme keineswegs bloss um die Uebereernährung der Kerne handelt, beweist erstens: die betreffenden Kerne verlieren die färbbare Substanz oft schon vor der Beendigung der Verdauungsprocesses; und zweitens: die Kerne der Centralcylinderelemente, nach welchen die Ströme der Verdauungsproducte geleitet werden, weisen nirgends eine ähnliche Färbbarkeitssteigerung der Grundsubstanz auf (Fig. 11, Taf, XIV). Es wäre vielleicht nicht zu gewagt, anzunehmen, dass die von den Kernen reichlich producirten und ausgeschiedenen Nucleinkörper Antheil an der Production von Enzymen nehmen, durch welche das Zellplasma sich der Pilzmasse bemächtigt und sie völlig verdaut. Bekannte Untersuchungen von Heidenhain, Macallum, Baum, Brown und Morris u. A. (vergl. Green I) zeigen, dass bei den verschiedenen thierischen und pflanzlichen Drüsen die Kernbestandtheile vielfach bei der Enzymsecretion verbraucht werden.

Die ganz eclatanten cytologischen Veränderungen in den Knöllchenzellen dürfen hiernach wohl in innigem Zusammenhang mit der intracellularen Verdauung der Pilzsubstanz gebracht werden.

Es erübrigt noch eine Thatsache zu erwähnen. Die sämmtlichen Zellen des Knöllchens werden zuweilen von dickwandigem, pseudoparenchymatösem Pilzgewebe vollständig erfüllt (Fig. 25, Taf. XIV), wie es von Janse (I, Fig. 15, Taf. VI) für *Coffea* und *Casuarina* abgebildet worden ist. Das Plasma und die Kerne der

Wirthszellen werden dabei gänzlich verdrängt. Die so sehr stark deformirten Pilzgewebe gehören jedoch unzweifelhaft zum eigentlichen, endophytischen Pilz. Im Innern der Pilzzellen sieht man äusserst feine, reich verzweigte Fadengebilde, die sich stark mit Methylenblau, Gentianaviolett etc. tingiren lassen (Fig. 26, Taf. XIV). Das Fadengebilde ist zwar nicht näher charakterisirbar wegen der extremen Feinheit des Objectes, aber es ist nicht unähnlich einem streptothrixartigen Organismus, der, in dem endophytischen Pilz schmarotzend, dort jene Deformation hervorgerufen haben könnte.

II. *Psilotum triquetrum.*

Die Pilzsymbiose des Rhizoms von *Psilotum triquetrum* wurde zuerst von Solms-Laubach (I, p. 191) bemerkt und später von Janse (I, p. 61) in kurzen Zügen beschrieben. Neuerdings hat Bernatsky (I, p. 106) die künstliche Züchtung des betreffenden endophytischen Pilzes versucht, den er theils als *Hypomyces Vandae*, theils als *H. Psiloti* bezeichnet wissen will. Dabei machte er die recht merkwürdige Angabe, dass diese Ascomyceten Sporangien als Nebenfruchtform besässen. Ich beschränke mich an dieser Stelle auf einige cytologische Verhältnisse des Mykorrhizoms, dessen geräumige Zellen in dieser Hinsicht ein günstiges Untersuchungsobject darstellen. Die Fixirung und Färbung erfolgten in gleicher Weise wie bei den vorigen Objecten.

Das Rhizom von *Psilotum* bildet ein reichverzweigtes, unterirdisches Achsenorgan, welches von braunen Haaren dicht überzogen ist (vergl. Solms-Laubach l. c.). Der endophytische Pilz bewohnt fast jede Rindenzelle bis zur Nähe des Meristems der wachsenden Rhizomspitze. Der Mycelknäuel in den Zellen tritt in zweierlei Formen auf. Bei der einen bilden die oft 8—15 μ breiten Pilzfäden (Fig. 37, Taf. XIV) nur wenige Windungen entlang der Innenfläche der Zellwand. Diese dickwandigen Hyphen senden nach innen zahlreiche feinere Fadenzweige aus. Dies entspricht ungefähr den „Pilzwirthzellen" Magnus' (I, p. 12)[1]. Bei der anderen füllt das reichverzweigte und dicht verflochtene, zarte Mycelium das Zelllumen so vollständig aus (Fig. 33, Taf. XIV), dass es öfters wie

1) Doch scheint es mir wenig wahrscheinlich, dass diese derben Hyphen ein ausdauerndes Pilzorgan vorstellen sollen.

ein Pseudoparenchym aussieht. Da dieses letztere Mycelgewebe später unfehlbar der Degeneration anheimfällt, und sein Inhalt vom Wirthe resorbirt wird, so haben wir es hierbei mit den „Verdauungszellen" (Magnus I, p. 19) zu thun. Allein, es zeigen beide Zellformen keine bestimmte Anordnung auf dem Rhizomquerschnitt, sondern sie treten nebeneinander ganz regellos auf. Wie bei *Podocarpus* konnte ich auch hier eine merkliche Ausstrahlung der Pilzfäden nach aussen nicht nachweisen. Die intracellular lebenden Mycelien sind, wie schon angedeutet, zumeist zu einer querwandlosen, schlauchförmigen Entwickelungsform gezwungen. Man kann zwar gewöhnlich in den tiefer im Rhizom lebenden Mycelknäueln des Symbionts nirgends eine Septirung der Hyphen wahrnehmen, aber die an der Rhizomoberfläche anhaftenden oder die äusserste Rindenschicht bewohnenden Hyphen dieses Pilzes weisen eine ausgesprochene Querwandbildung auf (Fig. 36, Taf. XIV)[1]. Man trifft hier und da in dem Mycelknäuel einzelne dicke Hyphenpartien mit kettenförmigen Anschwellungen (Fig. 39 u. 40, Taf. XV). Diese letzteren sind mit einem stark färbbaren, eiweissartigen Inhalt erfüllt und enthalten zahlreiche, chromatophile Kerne, die oft in Fragmentation begriffen sind. Diese hypertrophirten Hyphenpartien nehmen wohl eine vermittelnde Stellung ein zwischen den gewöhnlichen, dünnen Hyphen und den voluminösen, runden „Vesikeln", die oft zahlreich in den Hyphen, terminal oder intercalar, entstehen (Fig. 41, Taf. XV). Die Vesikel erreichen im erwachsenen Zustand oft einen Durchmesser von 40 μ und sind mit zahlreichen, stark lichtbrechenden Fettkörpern[2]) erfüllt (Fig. 42, Taf. XV). Bernatzky (I, p. 108) hielt die Vesikel für die in der Entwickelung gehemmten Sporangien. Es scheint mir vielmehr berechtigt, diese Gebilde jenen Anschwellungen der vegetativen Hyphenpartien, die unter bestimmten Kulturbedingungen bei verschiedenen Pilzen auftreten, an die Seite zu stellen (vergl. Klebs I, p. 516).

Ich will nun zur Betrachtung der Kernveränderungen über-

---

1) Ein umgekehrter Fall steht aber in der Macht des Experimentators, es gelingt nämlich sehr leicht, den normal schlauchförmigen *Mucor*-Pilz zu einer septirten Form zu zwingen (vergl. Klebs II, p. 512).

2) Die in den Vesikeln auftretenden, zuerst eckigen, dann rundlichen Körper, die Janse (I, p. 144) für „albuminoides" hielt, reagiren ganz unzweideutig wie Fette; sie schwärzen sich beim Zusatz von Osmiumsäure und färben sich schön roth mit Alkanna-Tinctur oder Sudan III.

gehen. In den eben das Meristem verlassenden Zellen der Rhizomspitze besitzen die kugeligen Kerne gleichmässig vertheilte, mit Fäden verbundene Chromatinkörner und einige kleine Nucleolen (Fig. 27, Taf. XIV). In den Pilzwirthzellen bleibt der Zellkern wesentlich in diesem Zustand. Dagegen erleidet der Kern in den Verdauungszellen eine gewiss beachtenswerthe Veränderung. Zugleich mit der Pilzbesiedelung nimmt der Kern ganz enorm an Volum zu. Nun erfährt er weiter inmitten des dicht verflochtenen Mycelknäuels eine frappante Gestaltsveränderung; er erscheint nun amöbenförmig, bald breite, bald schmale Fortsätze nach verschiedenen Richtungen aussendend. Noch auffälliger ist die Veränderung der inneren Structur der Kerne. Die vorher gleichmässig in dem Kernraum vertheilten Chromatinkörner gruppiren sich zu einer Anzahl grösserer Flocken oder Klumpen, in denen jedoch der Umriss einzelner Chromatinkörner gut beibehalten wird. Die durch Aggregation entstandenen Chromatinflocken sind öfters miteinander durch dünne Fäden verbunden, sodass ausgedehnte, ungefärbte Zwischenräume übrig bleiben. Die Nucleolen vergrössern sich dabei bedeutend und gerathen zumeist in die periphere Lage und liegen oft direct der Kernmembran an. In Fig. 29—31, Taf. XIV sind einige Kerne in diesem Zustand abgebildet. Die Chromatinmasse zieht sich dabei öfters von der Kernmembran weit zurück, sodass die letztere nunmehr als zarte, doppelt contourirte Linie sehr scharf hervortritt (Fig. 29—31). Wir haben es hierbei niemals mit einem Kunstproducte zu thun, weil nicht nur die ganz verschiedenartig fixirten Objecte in diesem Stadium stets dasselbe Bild geben, sondern es auch bei genügender Vergrösserung schon im frischen Material wahrgenommen werden kann. Man bekommt da den Eindruck, als ob die weit vergrösserte Kernhöhle im lebenden Zustand neben der Chromatinmasse noch eine leicht ausfliessende Flüssigkeit enthalte. Magnus (I, p. 45) hat eine ähnliche „Chromatinballung" regelmässig im ersten Stadium der Kernveränderungen bei *Neottia* beobachtet. Die Anhäufung des Chromatins wurde ferner von Korschelt (I, p. 80, 53) bei Nährzellen und wachsenden Eiern von *Dytiscus* und von Heidenhain (II) bei Darmepithelzellen beschrieben. Rosenberg (I, p. 95) schreibt von der eigenartigen Kernstructur in den gefütterten Drüsenzellen von *Drosera* folgendermassen: „Eine offene Frage bleibt noch, ob die Chromatinansammlung in Folge der Bildung eines Fermentes entsteht, oder als Ausdruck

einer reichlichen Nährstoffzufuhr anzusehen ist. Es scheint mir nicht unwahrscheinlich, dass letztere Meinung die richtige ist." Jedenfalls ist die erwähnte Structurveränderung der Kerne, die Aggregation der Chromatinkörner, ein unabweisbares Zeichen des gesteigerten Activitätszustandes, aber es ist nicht immer leicht zu entscheiden, welche Art der Kernthätigkeit uns vorliegt.

Ich will noch einige Worte dem Verhalten der Kernmembran widmen. Dieselbe hebt sich, wie schon gesagt, von der Chromatinmasse sehr deutlich ab, zugleich hat die Färbbarkeit stark abgenommen, sodass sie fast durchsichtig erscheint. Eine ähnliche Erscheinung haben Huie (I, p. 407; Fig. 7, 8, 9) und auch Rosenberg (I, p. 54, 70) beim Anfangsstadium der Kernveränderungen bei gefütterten *Drosera*-Drüsen beobachtet. In unserm Falle gelingt, wegen ansehnlicher Dicke, der Nachweis der Membran immer sehr leicht, und kein Zweifel besteht darüber, dass dieselbe während des ganzen Verlaufs der Kernveränderungen persistirt. Es wurde vielfach betont, dass die Membran in einem gewissen Activitätszustande gänzlich oder zum Theil verloren geht (Korschelt I, p. 23, 63; Huie I; II). Es ist aber wohl denkbar, dass dabei etwa die verminderte Färbbarkeit den Nachweis der Membran erschwert haben könnte, wie es Rosenberg (I, p. 88) mit Recht betont hat. Das Auflösen der Kernmembran wäre natürlich kein Bedürfniss, so lange der Stoffaustausch zwischen Kern und Plasma in gelöster Form fortgeht.

Der Mycelknäuel wird in den Verdauungszellen zuerst seines plasmatischen Inhalts beraubt und der zurückbleibende Hautrest zu einem festen Klumpen zusammengeballt. Der Kern beharrt in den Verdauungszellen in dem eben angegebenen Zustand bis zum Beginn der Klumpenbildung, die unten noch näher beschrieben werden soll. Weitere Kernveränderungen gehen dahin, dass der Kern sich wieder allmählich abrundet und zugleich an Volum abnimmt. Die Kerngrundsubstanz erscheint dabei immer trüber und wird mehr oder minder färbbar, und die Chromatinflocken lösen sich zu einer äusserst feinen Granulation auf, die sich nun ganz gleichmässig in der Grundsubstanz vertheilt (Fig. 32, Taf. XIV). Hiermit ist der Kern in den Ruhezustand eingetreten. Wir finden stets derartige Kerne neben fertig gebildeten Pilzrestklumpen, sowie in den von Anfang an nicht vom Pilz inficirten, erwachsenen Rindenzellen (Fig. 28, Taf. XIV). Ich habe einigemal zwei ruhende Kerne neben einem Klumpen gesehen, wie es in Fig. 38, Taf. XV

abgebildet ist, sodass die Kernvermehrung hierbei ausnahmsweise in den inficirten Zellen stattzufinden scheint.

Während bei *Podocarpus*, wie schon gesagt, auch die Pilzhaut der Verdauung unterliegt, bleibt die letztere, in diesem Fall, unversehrt zurück. Diese auffällige Verschiedenheit veranlasste mich, die chemische Natur der Pilzhaut bei beiden Fällen genauer zu studiren. Bekanntlich hat C. van Wisselingh (I, p. 651, 658) den Nachweis erbracht, dass bei den meisten höheren Pilzen die Hyphenwände aus Chitin, dagegen bei den Peronosporeen und Saprolegnieen aus Cellulose bestehen. Da ich weder bei dem *Podocarpus*-Pilz noch bei dem *Psilotum*-Pilz eine Cellulosereaction erzielt habe, so versuchte ich die Auffindung von Chitin nach der von Wisselingh aufgestellten Methode. Ich habe in zugeschmolzenen Glasröhrchen einige *Podocarpus*-Knöllchen und dicke Schnitte von *Psilotum*-Rhizomen mit concentrirter Natronlauge eingeschlossen und im Glycerinbad auf 165° C. erhitzt. Nach dem Erkalten wurden die Objecte zuerst mit 80 % Alkohol und dann mit Wasser vorsichtig ausgewaschen. Zusatz von verdünnter Jodjodkaliumlösung (0,4 %) mit einer Spur von Schwefelsäure rief nun alsbald in den intracellularen Mycelien von *Psilotum* und *Podocarpus* eine schöne rothviolette Mycosinreaction hervor, wobei sich die Zellhaut der Wirthspflanze garnicht oder nur schwach blau tingirte. Die in Mycosin umgewandelte Pilzhautsubstanz war in 3,5 proc. Salzsäure bis auf einen unscheinbaren Rest löslich.

Die Mycosin-Reaction war besonders beim *Podocarpus*-Pilz ausgeprägt; ich habe dabei keinen Unterschied in der Intensität der Reaction zwischen derberen und feineren Hyphen wahrgenommen. Chlorzinkjod bewirkte röthliche Färbung der Pilzhaut, während die Zellwand der Wirthspflanzen eine für die Cellulose charakteristische, blauviolette Färbung annahm. Alle diese Reactionen weisen entschieden auf die Chitinnatur der betreffenden Pilzhautsubstanz hin. Der Grund, warum das Zellplasma von *Psilotum* und den anderen meisten Mykorrhizenpflanzen (z. B. Orchideen) die Hautsubstanz der Pilze unberührt lässt, liegt augenscheinlich darin, dass ihm gerade ein chitinlösendes Enzym fehlt. Das in dieser Hinsicht abweichende Verhalten von *Podocarpus* muss zur Zeit als ein Ausnahmsfall gelten. Es könnte vom biologischen Gesichtspunkte aus wohl verständlich sein, dass die meisten höheren Pflanzen eine ihnen so fremde Substanz, wie Chitin, nicht zu bewältigen verstehen, während die auf Insecten

schmarotzenden Pilze chitinlösende Fermente nach ihrem Bedürfnisse abzusondern vermögen (Miyoshi I, p. 278).

Wir wollen nun unser Augenmerk auf die Bildungsweise des Pilzrestklumpens richten. Die bekannte, eigenartige Klumpenbildung in Orchideen-Mykorrhizen wurde zuerst von Reissek (I, p. 3) bei *Neottia* beobachtet und dann von Mollberg (I, p. 530), Wahrlich (I, p. 487), Frank (IV, p. 266) u. a. öfters beschrieben. Dieselbe wurde jedoch erst durch die interessante Auseinandersetzung von Magnus (I, p. 38 ff.) in ihrer wahren Bedeutung erkannt. Neuerdings hat Penzig (I, p. 153) bei einer saprophytischen Polygalee, *Epirhizantes*, eine ähnliche Klumpenbildung beschrieben, doch blieb ihm näheres über die Entstehungsweise und die Zusammensetzung dieser Klumpen unbekannt. Die Klumpenbildung von *Psilotum* wurde von Bernatzky (I, p. 106) mit folgenden Worten charakterisirt: „Gelegentlich anatomischer Untersuchungen fallen zumeist diejenigen Hyphenknäuel in die Augen, welche als fest zusammengeballte Knoten von gelber bis brauner Farbe die abgestorbenen, zusammengeschrumpften und mit harziger Substanz zusammengekitteten und überzogenen Reste des einstigen Pilzmycels bilden.“ Die Klumpenbildung im Mykorrhizom von *Psilotum* bietet viel Analoges mit der von Orchideen dar, und der genauere Vergleich von beiden würde gewiss von Interesse sein.

In älteren Rhizompartien enthalten sämmtliche Rindenzellen je einen fertigen Klumpen, der dort nicht weiter verändert wird (Fig. 35, Taf. XIV). Magnus (I, p. 32, 50) hat beim Klumpen von *Neottia* nachgewiesen, dass die vom Zellplasma ausgeschiedene Cellulose einen wesentlichen Antheil an der Bildung desselben nimmt. Ich habe die Zusammensetzung der fertigen Klumpen von *Psilotum* näher studirt. Dieselben färben sich blauviolett bis indigoblau mit Chlorzinkjodlösung, während der übrige Hyphenknäuel nur eine gelblich braune Farbe annimmt. Sie sind ferner sehr stark mit Congoroth, Methylblau und Böhmer's Haematoxylin färbbar. Wenn man ferner Jodjodkaliumlösung direct anwendet, so nehmen die Klumpen eine grünliche Färbung an. Die mit Eau de Javelle 24 Stunden lang behandelten Schnitte zeigen nun beim Zusatz von Jodjodkali rein indigoblau gefärbte Klumpen. Diese Reactionen deuten ganz klar auf die Existenz von Amyloidsubstanz in den Klumpen hin. Schwefelsäure sowie Kupferoxydammoniak lösen diese Substanz aus dem Klumpen heraus, dabei zeigt der letztere etwas Aufquellung und lockert sich auf. Zusatz von Chlorzinkjod

oder Jodjodkali nach dem gründlichen Auswaschen mit Wasser ruft dann in diesem Klumpen eine für die Pilzhaut charakteristische, gelbliche Färbung hervor. Salzsäure und Salpetersäure üben keine merkliche Einwirkung auf die Klumpensubstanz aus. Der frische Klumpen färbt sich mit Rutheniumroth schön roth, mit Safranin orangeroth und mit Methylenblau blauviolett. Ein Gehalt an Pectinstoffen ist also wohl nicht zu leugnen. Die Reaction mit Phloroglucin-Salzsäure, Alkannatinctur und Sudan III fällt stets negativ aus. Also haben wir es hierbei keineswegs mit einer „harzigen Substanz“ zu thun, wie Bernatzky angiebt, sondern mit einer Amyloidsubstanz. Die Vesikel werden oft in toto in die Klumpen aufgenommen, wobei die Fettkörper in ihnen ganz intact verbleiben.

Die Klumpenbildung fängt zumeist an einer localisirten Stelle im Mycelknäuel an und wächst allmählich auf Kosten von umgebenden Hyphen (Fig. 33 u. 34, Taf. XIV). Die einzelnen, schon des Inhaltes beraubten Hyphen erscheinen dabei zuerst etwas in ihren Wänden aufgequollen und nehmen dann die charakteristische, blaugrünliche Färbung mit Jodreagentien an. Ob hierbei die Pilzhaut selbst theilweise eine chemische Veränderung erfährt oder bloss mit der vom Zellplasma ausgeschiedenen Substanz umkleidet wird, ist nicht leicht zu entscheiden. Aber die letztere Meinung scheint mir die wahrscheinlichere zu sein, um so mehr, als die Umwandlung des Chitins in Amyloid schwer annehmbar ist. Die Amyloidsubstanz dient nun zum Zusammenkitten des Pilzhautrestes, der immer mehr zur Klumpenbildung herangezogen wird. Zuweilen beginnt die Klumpenbildung simultan in einem Mycelknäuel, wobei die erwähnte Reaction gegen Jod auf einmal im ganzen Mycelium auftritt.

Der Vorgang der Klumpenbildung verläuft zumeist analog wie bei *Neottia*, und der wesentliche Unterschied in der Klumpenbildung zwischen den Orchideen und *Psilotum* besteht darin, dass die Kittsubstanz bei ersteren Cellulose, bei letzterem Amyloidsubstanz darstellt. Der fertige Klumpen liegt im Centrum der Wirthszelle, in Suspension gehalten von einigen die Zellwand durchsetzenden Pilzhyphen (Fig. 35, Taf. XIV). Der fertige Klumpen bleibt aber mit einer äusserst dünnen Plasmaschicht umhüllt, die durch feine Fäden mit dem wandständigen Plasmaschlauch in Verbindung steht. Dies Verhältniss ist natürlich bei frischen Objecten schwer wahrzunehmen, aber bei dem mit Osmiumgemisch fixirten Material sind

diese Plasmaschläuche durch die reichlich sie besetzenden, feinen Osmiumkörnchen sehr deutlich gekennzeichnet. Die Zellkerne liegen oft unmittelbar auf den Klumpen (Fig. 38, Taf. XV), welcher Umstand wohl im Einklang mit obiger Thatsache steht. Der Pilzrestklumpen ist also, wie bei *Neottia* (Magnus I, p. 30), völlig ausserhalb des Protoplastes ausgeschieden, und dadurch werden die nutzlosen Auswurfsproducte der Pilzverdauung in eine dem Fortleben der Zelle möglichst unschädliche Form und Lage gebracht. Die in den vom Pilz inficirten Zellen einstweilen verschwundenen Stärkekörner treten nun wieder neben dem fertigen Klumpen reichlich auf.

Der directe Einfluss des Zellkerns auf die Klumpenbildung, wie er von Magnus (I, p. 39) bei *Neottia* ausführlich beschrieben wurde, ist auch bei unserem Fall kaum zu verkennen. Die Klumpenbildung beginnt meistens in der nächsten Nähe des amöbenförmig umgestalteten Kerns, oft sogar unmittelbar auf demselben, wie es in Fig. 33 und 34, Taf. XIV illustrirt ist. Die Annahme ist sehr naheliegend, dass der Kern hierbei nicht bloss bei der Verdauung des Hypheninhalts, sondern auch bei Erzeugung jener amyloidartigen Klumpensubstanz eine wichtige Rolle spielt. Es wurde ja der directe Einfluss des Zellkerns auf die Production der Hautsubstanz durch die schönen Untersuchungen von Haberlandt (I), Klebs (I), Townsend (I), Korschelt (I) u. A. schon in vielen anderen Fällen festgestellt.

Dass bei systematisch so sehr entfernten Pflanzen, Orchideen und *Psilotum*, ein analog verlaufender Vorgang von Klumpenbildung stattfindet, ist gewiss beachtenswerth. Ob es sich hierbei um eine ganz allgemeine Erscheinung handelt[1]), oder ob etwa die von Bernatsky (I, p. 107) behauptete Identität des endophytischen Pilzes bei beiden Pflanzen hiermit in Zusammenhang steht, ist noch näher zu untersuchen.

An dieser Stelle möchte ich einiges über die Karyokinese der vegetativen Kerne von *Psilotum* beifügen, da mir wiederholt Gelegenheit geboten war, dieselbe in meinen Präparaten zu beobachten. Die Spindelfasern sind mit Gentianaviolett sehr schön färbbar. Die beiden Pole der Spindel sind stets sehr scharf zugespitzt

1) Es fehlen noch genaue Angaben darüber, ob bei den Mykorrhizen verschiedener Holosaprophyten wirklich eine ähnliche Klumpenbildung stattfindet; man sehe die Abbildungen Johow's (I, Taf. 17; II, Taf. 20) und vergl. auch Grevillius I, p. 445.

(Fig. 43 und 44, Taf. XV). Oefters werden die Spindelpole zu ziemlich langen, feinen Schnäbeln ausgezogen, die jedoch nicht bis zur Hautschicht verfolgt werden können (Fig. 45, Taf. XV)[1]. Die eigentlichen Centrosomen konnte ich in keinem Falle nachweisen. Zuweilen kann man einige rundliche, ganz wie Nucleolen färbbare Körper in der Nähe der Spindelpole oder sogar direct an deren Spitze wahrnehmen, wie es in Fig. 44, Taf. XV abgebildet ist. Allein diese Gebilde besitzen keine Constanz in ihrem Auftreten und sind nur in unbestimmter Zahl und Lage innerhalb der Zelle auffindbar. Karsten (I, p. 559) und Humphrey (I, p. 114) haben früher die Centrosomen in den Sporenmutterzellen von *Psilotum* beschrieben, doch finden wir diese Angabe bei Rosen (I, p. 290) nicht bestätigt. Das weitere Schicksal der erwähnten nucleolenartigen Körper ist noch nicht bekannt, und es kann nicht entschieden werden, ob vielleicht die regelmässig an beiden Seiten der Zellplatte auftretende, gröbere Granulation mit denselben genetischen Zusammenhang besitzt (Fig. 46, Taf. XV.)

III. Die Wurzelanschwellungen von *Alnus* und *Myrica*.

Die Pilzsymbiose in den Wurzelanschwellungen von *Alnus* trat in den Vordergrund unseres Interesses, nachdem die Versuche von Nobbe und Hiltner (I, p. 160) ihr das Vermögen der Assimilation von freiem Stickstoff zugeschrieben haben. Doch blieb die wahre Natur des Pilzsymbionts bis heute nur dürftig bekannt. Die Deutungen des eigenartigen Zellinhalts der Erlenwurzelknöllchen weichen von einander bedeutend ab, eine Zeit lang hin und her schwankend. Woronin erkannte zum ersten Mal die Pilznatur derselben, und H. Möller (I, p. 102) hielt den Pilz dann für *Plasmodiophora*. Brunchorst (I, p. 162, 174) glaubte jedoch, einen echten Fadenpilz darin gefunden zu haben, der nach ihm äusserst zarte, septirte Hyphen und endständige Sporangien besässe. Er ist so weit gegangen, ihn als eine neue, isolirt dastehende Pilzgattung *Frankia* aufzustellen. H. Möller (II) und Frank (III, IV) acceptirten im wesentlichen diese Ansicht. Hiltner (I) machte jedoch darüber keine Angabe. Wenngleich die gelungene Isolirung und

1) Vergl. Buscalioni I, p. 322; Taf. XX, Fig. 143, 150 (achromatische Kernfiguren in Endospermzellen von *Leucojum*).

Reinkultur des Pilzes erst ein endgültiges Urtheil über die systematische Stellung des Pilzes abgeben können, so sei es mir doch erlaubt, meine diesbezüglichen cytologischen Befunde kurz darzustellen.

Der anatomische Bau der gabelig verzweigten, corallenförmigen Wurzelanschwellungen wurde von Brunchorst (I, p. 158ff) näher beschrieben. Ich verweise in dieser Hinsicht auf die Arbeit von ihm und von H. Möller (II, p. 218).

Um die feinere Structur des Zellleibes anschaulich zu machen, hat Brunchorst eine etwas drastische Methode, Kochen mit verdünnter Salzsäure, angewandt. Es scheint mir die moderne Mikrotomtechnik auch hier bessere Dienste zu leisten. Als Untersuchungsmaterial dienten mir vornehmlich die Wurzelknöllchen von *Alnus incana*[1]); verschiedene Erlenarten weichen in dem feineren Bau der Knöllchen kaum von einander ab.

Nach vielen vergeblichen Versuchen mit verschiedenen Fixirungs- und Färbungsmethoden erlangte ich schliesslich ein befriedigendes Resultat durch die Fixirung mit Merkel's Flüssigkeit, mit oder ohne Zusatz von ein wenig Essigsäure, und die successive Färbung der Mikrotomschnitte mit Methylenblau und Säurefuchsin. In so hergestellten Präparaten konnte ich das allererste Stadium der Infection beobachten. Die Infection der Zelle erfolgt schon dicht unter dem Meristem. Hier kann man einzelne in den Zellen eindringende und die Zellleiber durchwachsende, äusserst feine Fäden wahrnehmen, die sich mit Methylenblau ganz gleichmässig und ziemlich intensiv färben (Fig. 47, Taf. XV). Die Fäden zerfallen dann sehr oft in verschieden lange, gerade oder gekrümmte Stäbchen, bei welchen, selbst bei sehr starker Vergrösserung, die innere Differenzirung in Plasma und Kern nicht zu erkennen ist (Fig. 47 und 48, Taf. XV). Eine vom Inhalt deutlich unterscheidbare Haut ist hierbei nicht vorhanden. Im Verlauf des Fadens begegnet man hier und da stark färbbaren, kugeligen oder ellipsoidischen Knötchen, die anfangs als kleine Pünktchen in den Fäden auftreten und dann sich allmählich vergrössern, so dass schliesslich die Fäden dort mehr oder minder aufgetrieben erscheinen (Fig. 47 und 48, Taf. XV). Auch beim mit Sublimatessig fixirten Material sind diese sporenähnlichen Knötchen sehr intensiv mit Methylenblau färbbar, während dabei die Fäden nur schwach tingirt werden

1) var. *glauca* Ait.

(Fig. 63, Taf. XV). Ich konnte ferner die Verzweigung der Fäden an einigen Stellen constatiren (Fig. 47, Taf XV). Man sieht nach obiger Schilderung, dass der *Alnus*-Pilz einen Zellbau besitzt, der viel mehr den Bakterien als den echten Fadenpilzen zukommt.

Die Veränderungen am Zellleib des Wirthes bei der Pilzinfection sind sehr auffallend. Der Kern in den meristematischen Zellen besitzt rothgefärbtes zartes Kerngerüst und einige blaue Nucleolen (Fig. 49, Taf. XV). Er nimmt zu Anfang der Infection an Volum bedeutend zu. Fig. 48 und 50, Taf. XV, stellen die Kerne von nebeneinander liegenden, eben inficirten resp. nicht inficirten Zellen dar. Zahlreiche zusammengesetzte Stärkekörner befinden sich in allen nicht inficirten Zellen (Fig. 52, Taf. XV). Nach erfolgter Infection verschwinden alsbald die Stärkekörner, und es erscheint neben dem Kern ein grosser, dichter Plasmaklumpen, der mit dem wandständigen Plasmaschlauch durch einige dünne Fäden verbunden ist (Fig. 53, Taf. XV)[1]. Dieser Klumpen enthält neben einigen Pilzfäden eine Anzahl von kleinen, tropfenartigen, rundlichen oder ovalen Gebilden (Fig. 48, Taf. XV). Diese letzteren Körper färben sich schön roth mit Säurefuchsin oder Eosin und weisen stets eine Differenzirung in einen peripheren, ringförmigen Theil und einen centralen, helleren Raum, wahrscheinlich eine Vacuole, auf. In den noch nicht inficirten Zellen sind diese Körper gar nicht oder nur vereinzelt vorhanden; sie treten im Zellplasma unmittelbar nach der Pilzbesiedelung in grosser Menge auf (Fig. 48 und 64, Taf. XV). Ich nenne sie kurzweg „Secretkörperchen". Die Pilzfäden im Plasmaklumpen wachsen nunmehr zu dichteren Knäueln heran, die schliesslich fast den ganzen Zellraum in Anspruch nehmen (Fig. 54, Taf. XV). Die Pilzfäden in diesem Knäuel zerfallen sehr häufig in verhältnissmässig kurze Stäbchen, so dass sie sich den Anschein von reichlich septirten Pilzhyphen geben. Die Secretkörperchen vermehren sich dabei und vertheilen sich gleichmässig im dichten Pilzfadenknäuel; die rothgefärbten Secretkörperchen sind immerhin sehr leicht von den blautingirten Pilzfäden unterscheidbar. Der amöbenförmig umgestaltete und stark färbbare Zellkern (Fig. 54) liegt inmitten des Fadenknäuels.

---

1) Němec (I, p. 307) hat einen dichten Plasmaklumpen neben dem in Theilung begriffenen Kern im Wurzelmeristem von *Alnus glutinosa* beobachtet. Es ist aber klar, dass diese Plasmamasse mit unserem Klumpen keinen genetischen Zusammenhang besitzt.

Demnächst tritt das Stadium der „Bläschen“bildung ein. An der Peripherie des dichten Fadengewirrs entstehen zahlreiche, kugelige Gebilde, die auch im frischen Material gut erkennbar sind (Fig. 55, Taf. XV). Diese Kugeln oder Bläschen erreichen im erwachsenen Zustand einen Durchmesser von 4—5 μ, und ihre Substanz zerfällt in zahlreiche, eckige Theilstücke. Brunchorst (I, p. 171) und H. Möller (II, p. 221) hielten diese Gebilde für Sporangien und die Theilstücke für Sporen. Ich konnte die vollständige Entwicklungsgeschichte dieser eigenartigen „Bläschen“ bei dem im Frühjahr gesammelten und entsprechend fixirten Material studiren. Die ersten Anlagen dieser „Bläschen“ sind sehr kleine, rundliche Anschwellungen der peripheren Fadenenden (Fig. 54 u. 58, Taf. XV), wie schon Möller richtig angegeben hat. Diese Endanschwellungen vergrössern sich allmählich und werden später von den Fäden abgelöst. Sie liegen nunmehr einzeln im plasmatischen Wabenraum eingeschlossen (Fig. 59, Taf. XV) und nehmen noch mehr an Volum zu. In diesen mit Methylenblau gleichmässig gefärbten Anschwellungen oder jungen Bläschen kann man einzelne hellere, vacuolenartige Räume wahrnehmen, die sehr wahrscheinlich durch die Plasmolyse bei der Fixirung entstanden sind (vergl. A. Fischer I, p. 2ff). Die jungen Bläschen werden schon in diesem Stadium in zwei Stücke getheilt (Fig. 60, Taf. XV); mit der weiteren Volumzunahme nimmt die Zahl der Theilstücke immer mehr zu (Fig. 61, Taf. XV), bis schliesslich der in Fig. 62, Taf. XV abgebildete Zustand erreicht wird. Die Abrundung dieser Theilstücke zu „Sporen“, die Möller seinerzeit annahm, wurde niemals beobachtet. Eine deutliche dicke Membran, wie sie von Brunchorst und Möller abgebildet wird, kommt bei diesen Bläschen nicht vor; damit ist aber die Existenz einer nicht direct wahrnehmbaren, dünnen Haut freilich nicht ausgeschlossen. Ich konnte in den Mikrotomschnitten, wie schon bemerkt, keine bleibende Verbindung dieser Bläschen mit den innen liegenden Fäden nachweisen (Fig. 55, 59 u. 60, Taf. XV); die Bläschen liegen einzeln im Zellplasma völlig eingeschlossen[1]). Die plasmatische Wabenwand, oder die Zwischensubstanz um einzelne Bläschen, bekommt später eine etwas dichtere Consistenz und färbt sich hellroth mit

1) Dieses Verhältniss wurde früher von Frank (Sind die Wurzelanschwellungen der Erlen und Eläagnaceen Pilzgallen? Bericht d. Deutsch. botan. Gesellsch. V, p. 55) zum Theil richtig erkannt; dies hat er jedoch später zurückgezogen.

Säurefuchsin. Wenn man daher in den Zupfpräparaten des frischen Materials einzelne Bläschen sich von den Zellen loslösen sieht, so kommen dieselben nicht immer blossgelegt zum Vorschein, sondern vielmehr noch vollkommen oder theilweise von der aus Zellplasma stammenden Zwischensubstanz umhüllt. Die irrigen Angaben der Autoren könnten vielleicht von diesem letzteren Umstand herrühren.

Die oben geschilderte Entstehungsweise und Structur der Bläschen lassen eine ganz andere Deutung zu, wie die als Sporangien. Es scheint mir weit mehr berechtigt, hierin mit Frank (III, p. 251; IV, p. 268) eine Degenerationsform der Pilzfäden zu erblicken.

Von der systematischen Stellung dieses bakterienartigen Organismus lässt sich zur Zeit nichts weiteres sagen. Es könnte nur daran erinnert werden, dass unser Pilz mit der als Mykobakterium bezeichneten Wuchsform von Tuberkelbacillen u. a. einige Aehnlichkeit hat[1]).

Die Bläschen und der grösste Theil des inneren Fadengewirrs verschwinden allmählich in den nachfolgenden Stadien; der reichliche Eiweisvorrath der Bläschen und Fäden wird augenscheinlich von den Wirthszellen verdaut und resorbirt. Die stark färbbaren, sporenartigen Körper, die zahlreich in den Fäden und auch in einzelnen Bläschen vorhanden sind, scheinen dabei etwas hartnäckiger der verdauenden Wirkung der Wirthszellen zu widerstehen, so dass sie noch lange in den allmählich verschwindenden und verblassenden Pilzkörpern ihre starke Färbbarkeit beibehalten (Fig. 57 u. 63, Taf. XV). Aehnliche, stark färbbare Körper kommen bekanntlich auch in den Bakteroiden in den Leguminosen-Knöllchen vor (Frank IV, p. 272). Nach vollzogener Resorption sieht man in den Zellen nur einen grossen, schwach färbbaren Klumpen, in welchem noch einzelne unverdaute Pilzgebilde und eine Anzahl von rothgefärbten Secretkörperchen zerstreut liegen (Fig. 56, Taf. XV). Der Zellkern der Wirthszelle, der nun in die normale rundliche Form zurückgekehrt ist, ist neben dem Klumpen sichtbar. Man kann durch genügend starke Vergrösserung klar erkennen, dass dieser Klumpen, wie Fig. 57, Taf. XV, zeigt, aus der wabenförmigen, plasmatischen Zwischensubstanz besteht, die nun mehr oder minder eine chemische Umwandlung erfahren hat[2]). In diesen Wabenräumen liegen noch

---

1) Der Umstand kommt hierbei auch in Betracht, dass ich bei diesen Pilzfäden und Bläschen keine Chitinreaction erzielt habe (vergl. Wisselingh I, p. 658).

2) Jedoch ist hierbei weder Cellulose- noch Amyloidreaction erzielbar.

hier und da einzelne unverdaute Bläschen, und, in die Wabenwände eingebettet, viele rothgefärbte Secretkörperchen, die nun öfters in ihrer Substanz aufgequollen erscheinen und vielfach mit einander verschmolzen sind (Fig. 56, 57 u. 65, Taf. XV). Die erwähnte feinere Structur des Klumpens ist sehr deutlich bei gut fixirten und gefärbten Mikrotomschnitten, nicht aber bei verschiedenartig behandelten, frischen Objecten wahrnehmbar. Die Angaben der früheren Autoren, dass dieser Klumpen aus unverdauten Hautresten des Pilzes bestehen soll, ist demnach nicht richtig. Die Pilzfäden und die Bläschen werden in toto verdaut und resorbirt, ohne dass eine merkliche Hautsubstanz zurückbleibt, wie es sonst bei den Leguminosen-Bakteroiden der Fall ist. Der wabige Klumpen schrumpft später zusammen und wird zu fester Masse umgewandelt, in welcher sich keine tingirbaren Gebilde mehr nachweisen lassen. Da die *Alnus*-Knöllchen mehrjährige Lebensdauer besitzen und mit ihren Spitzen fortwährend wachsen und sich verzweigen, so kann man oft alle obengeschilderten Stadien in einem Längsschnitt des Knöllchens auffinden, so dass individuelle Differenzen durch das Vergleichen zahlreicher Präparate leicht ausgeschlossen werden können.

Die mit Säurefuchsin schön roth färbbaren Secretkörperchen treten, wie schon gesagt, im Zellplasma in Folge der Pilzinfection auf und verschwinden später erst nach vollzogener Pilzverdauung. Es wurden vielfach in thierischen Drüsenzellen ähnlich aussehende Secretkörperchen nachgewiesen (R. Heidenhain I, p. 200; Mattews I, p. 171, 188). Insbesondere weisen die von M. Heidenhain (I, p. 46) in seiner classischen Arbeit über die Kloakendrüse von *Triton* dargestellten „Halbmondkörper" mit unseren Secretkörperchen grosse Aehnlichkeit auf, nicht bloss in der äusseren Gestalt, sondern auch im acidophilen Tinctionsverhalten. Es scheint mir sehr wahrscheinlich, dass diese tropfenartigen Secretkörperchen gerade die Zymogengranula, jene metaplasmatische Vorstufe des bakteriolytischen Enzyms, vorstellen[1]). Dass Brunchorst (I) niemals diese Körperchen gesehen hat, könnte vielleicht darauf beruhen, dass sich dieselben in der von ihm angewandten verdünnten Salzsäure lösten.

H. Möller (II, p. 222) hat indess angegeben, dass beim späteren Entwicklungsstadium „runde, zwar kleine, aber intensiv gefärbte

---

1) Ueber das Vorkommen des Enzyms vergl. unten.

Körperchen, welche wohl unter amöboider Bewegung von Zelle zu Zelle wandern", sichtbar sind. Diese Körperchen, welche **Möller** (l. c.) für die eben aus den „Sporangien" ausgetretenen „Sporen" hielt, sind wahrscheinlich identisch mit unseren Secretkörperchen. Meine oben beschriebenen Beobachtungen über die Entstehung und Reaction dieser Körperchen schliesst jedoch jeden muthmasslichen Zusammenhang mit dem Pilzgebilde aus; sie sind entschieden ein Product des Zellplasmas der Wirthspflanze.

Die peripheren Parenchymzellen des Centralcylinders, die durch die Endodermis von den verpilzten Rindenzellen scharf abgegrenzt sind, sind dadurch charakterisirt, dass die Zellkerne in denselben eine weitgehende Gestaltsveränderung erfahren. Fig. 66 u. 67, Taf. XV stellen einige solche gelappte, gekrümmte oder sogar wurmförmige Kerne dar. Da in diesen Zellen eine Pilzinfection niemals stattfindet, so scheint die erwähnte Erscheinung durch die reichliche Zufuhr von Verdauungsproducten veranlasst zu werden.

Die Wurzelanschwellungen von *Myrica Gale* wurden zuerst von **Brunchorst** beobachtet. Der sie bewohnende Pilz wurde dann von H. **Möller** (II, p. 224) ohne hinreichenden Grund zur Gattung *Frankia* gerechnet. Daher spricht man öfters dieser Pilzsymbiose eine hohe physiologische Bedeutung zu. Nach meiner diesbezüglichen Untersuchung scheint dieser Analogieschluss nicht mehr zulässig zu sein. Ich habe die Wurzelknöllchen von *Myrica rubra* S. et Z. in frischen sowie verschiedenartig fixirten Zuständen studirt. Für die Färbung der Mikrotomschnitte ergab Säurefuchsin, combinirt mit Jodgrün, Methylenblau oder Gentianaviolett, die schönsten Resultate, wobei die zarten Mycelien des endophytischen Pilzes stark roth gefärbt wurden.

Die Wurzelanschwellungen von *Myrica rubra* sind oftmals verzweigt, zum Theil gabelig; ein Zweig ist zumeist 2—3 mm lang und 0,8—1 mm dick. Eine Eigenthümlichkeit dieser Gebilde liegt darin, dass der Centralcylinder, umgeben von wenigen Schichten Rindenzellen, aus der Spitze des endständigen Gabelastes weiter hervorwächst und sich zu einer gewöhnlichen, dünnen Wurzel umbildet. Auf dem Querschnitt der Wurzelanschwellung sieht man mehrere Lagen von Rindenparenchymzellen, die nach aussen von einer Korkhaut begrenzt sind. Der endophytische Pilz kommt nicht auf dem ganzen Querschnitt der Rinde vertheilt vor, wie es bei *Alnus* der Fall ist, sondern der Pilz bewohnt ausschliesslich einen

peripheren, unter der Korkhaut liegenden Gewebering, der aus 1—3 schichtigen, etwas in radialer Richtung gestreckten Parenchymzellen besteht. Alle übrigen Parenchymzellen der Rinde sind von grossen Stärkekörnern strotzend gefüllt. In der Nähe des Meristems der wachsenden Spitze fängt die erste Differenzirung des erwähnten Geweberinges an, die durch radiale Streckung der Parenchymzellen sich bemerkbar macht. In diesen schon differenzirten Zellen erfolgt die neue, immer acropetal fortschreitende Infection durch Pilzfäden. Mehrere äusserst feine, verzweigte Fäden durchsetzen die mittlere Partie der Querwand der Zelle und finden zuerst ihren Weg weiter zwischen den Stärkekörnern. Dann wächst der Pilz sehr rasch in der Zelle zu einem stets central liegenden, äusserst dichten Fadengewirr heran, in dem sich einzelne, dünne Fäden kaum von einander unterscheiden lassen. Die Stärkekörner werden sofort nach dem Eindringen des Pilzes gelöst. Dieses central liegende Fadengewirr sendet dann dichte Büschel von Fadenzweigen strahlenförmig aus, die nunmehr das ganze Zelllumen fast vollständig ausfüllen (Fig. 68, Taf. XV). Die freien Enden dieser Strahlenäste schwellen keulenförmig an (Fig. 68—70, Taf. XV). Im Plasma dieser Endanschwellungen sieht man oft einige stark färbbare Körnchen (Fig. 70, Taf. XV). Dies repräsentirt die höchste Entwicklungsstufe des endophytischen Pilzes. Nun werden die Pilzfäden allmählich ihres plasmatischen Inhalts beraubt und schrumpfen zusammen. Schliesslich wird der Hautrest[1]) in den Zellen älterer Regionen zu grossen Klumpen umgebildet, die mit einander durch die die Zellwände durchsetzenden Fäden verbunden bleiben. Also haben wir es hierbei wiederum mit einer Resorption der Pilzsubstanz zu thun. Die strahlenförmigen, gelblich schimmernden Mycelien dieses Pilzes sind wohl auch im frischen Material sichtbar.

Die charakteristische, strahlenförmige Anordnung von Fadenzweigen, die keulenförmige Anschwellung der Fadenenden[2]) sowie die Beschaffenheit des Plasmainhalts beweisen ohne Zweifel die Zugehörigkeit dieses Pilzes zu *Actinomyces* im Sinne Sandoval's (I)[3]). Dieser Pilz weicht vom Erlenpilz sehr erheblich ab, wie es aus dem Vergleich obiger Darstellungen sofort zu ersehen ist. Beide Pilze

1) Die Hautsubstanz dieses Pilzes reagirt weder auf Cellulose noch auf Chitin.

2) H. Möller (II, p. 224) sagt auch: „Dieselben (»Sporangien«) bilden lange keulenförmige . . . . . Schlaucherweiterungen."

3) Ueber die Entstehung und Structur der „Kolben" von *Actinomyces* vergl.: Migula, System der Bakterien, Bd. I, p. 59.

stehen jedenfalls nur in einer lockeren Verwandtschaft, so dass die Unterbringung in derselben Gattung kaum berechtigt erscheint. Demzufolge steht die Frage nach der physiologischen Bedeutung der Pilzsymbiose bei *Myrica* noch ganz offen.

Der *Actinomyces*-Pilz, welchen man als Urheber einiger thierischen Geschwülste („Actinomycose") längst erkannte, ist meines Wissens noch bei keiner pflanzlichen Missbildung nachgewiesen [1]). Durch Kulturversuche hoffe ich weitere Aufschlüsse über diesen eigenartigen Pilz bald zu erlangen.

IV. Ueber die proteolytischen Enzyme in den Mykorrhizen.

Der Nachweis von proteolytischen Enzymen in Mykorrhizen wurde bislang von niemand versucht, der sich speciell mit dem Problem beschäftigt hat [2]). Indess ist die Erledigung dieser Frage sehr wünschenswerth. Früher haben sich Fermi und Buscalioni (I, p. 95) bestrebt, die grosse Verbreitung von proteolytischen Enzymen in phanerogamen Pflanzen nachzuweisen; dabei haben sie auch einige Mykorrhizen in den Kreis der Untersuchung gezogen. Vor allem haben sie auch die *Podocarpus*-Knöllchen und die verpilzte Wurzel von *Alnus* wirksam gefunden. Ihre Methode bestand darin, dass die Schnitte der betreffenden Pflanzentheile auf die carbolsäurehaltige Gelatinplatte gelegt wurden, und die Verflüssigung der letzteren als Zeugniss der Existenz von Enzymen betrachtet wurde. Ich habe daher die gebräuchlichen Extractionsmethoden angewandt, um weitere Aufschlüsse über das Enzym zu gewinnen.

Die frisch gesammelten und von den Mutterwurzeln abgetrennten Knöllchen von *Podocarpus* und *Alnus*, sowie die Mykorrhizen von *Yucca*-Arten wurden sorgfältig mit destillirtem Wasser gewaschen und zwischen Filtrirpapier getrocknet. Dann wurden sie im Glasmörser mit Zusatz des mehrfachen Volumens reinen Glycerins gründlich zerrieben. Der Glycerinbrei wurde wenigstens eine Woche lang in verschlossenem Glaskolben unter öfterem Umschütteln stehen

---

1) Neuerdings hat Lagerheim (I, p. 18) eine *Actinomyces*-Art im Cecidium von *Poa alpina* gefunden, doch schmarotzt dieser Pilz hierbei nicht auf der Pflanze selbst, sondern auf der gallenerzeugenden Nematode.

2) So bemerkt auch Magnus (I, p. 53): „Ueber die Anwesenheit typischer Verdauungssäfte wurden keine Versuche angestellt."

gelassen und dann durch Leinwand filtrirt. Der klare, braungefärbte Glycerinextract wurde nun behufs Nachweises von Enzym, nach Verdünnen mit dem 1—3fachen Volum destillirten Wassers und Zusatz von wenig Salzsäure, mit kleinen Fibrinstücken zusammengebracht und im Thermostat gehalten. Jedesmal wurde ein Controlversuch angestellt. Im folgenden will ich die Ergebnisse einiger Versuche beschreiben.

Podocarpus Nageia.

Versuch 1.

Dauer: 4½ Stunden. Temperatur: 40—50° C.

a) Mit Zusatz von 0,1 % HCl: Fibrinstück gänzlich verschwunden.

b) Mit Zusatz von 0,05 % HCl: Fibrinstück fast gänzlich verschwunden.

Controle. — Glycerinwasser mit Zusatz von 0,1 % HCl: Fibrinstück nur aufgequollen, doch keine Auflösung.

Versuch 2.

Dauer: 5 Stunden. Temperatur: 37° C.

a) Mit 0,1 % HCl: Fibrinstück gänzlich verschwunden; Flüssigkeit mit winzigen Flöckchen.

b) Mit 0,05 % HCl: Fibrinstück fast gänzlich verschwunden; Flöckchen in der Flüssigkeit.

Controle. — Wie bei vorigem Versuch.

Versuch 3.

Dauer: 5½ Stunden. Temperatur: 52° C. Mit Zusatz von Thymol.

a) Mit 0,2 % HCl: Fibrinstück etwa zur halben Grösse verschwunden.

b) Mit 0,1 % HCl: Fibrinstück desintegrirt in mehrere kleine Stückchen.

c) Mit 0,05 % HCl: Fibrinstück völlig desintegrirt; winzige Flöckchen in der Flüssigkeit.

Controle. — Glycerinwasser mit 0,1 % u. 0,2 % HCl: Fibrinstück ganz unversehrt; Flüssigkeit völlig klar.

Versuch 4.

Dauer: 20 Stunden. Temperatur: 37° C.

a) Mit Zusatz von 0,5 % Na_2CO_3: Fibrinstück unversehrt; Flüssigkeit völlig klar.

b) Mit Zusatz von 0,2 % Na_2CO_3: wie bei obigem.

Versuch 5.

Der Glycerinextract wurde vorher auf 80° C. erhitzt. Dauer: 40 Stunden. Temperatur: 50° C.

Mit Zusatz von 0,1 % HCl: Fibrinstück unversehrt; keine Auflösung bemerkbar.

Podocarpus chinensis.

Versuch 6.

Dauer: 6½ Stunden. Temperatur: 52° C. Mit Zusatz von Chloroform.

a) Mit Zusatz von 0,1 % HCl: Fibrinstück gänzlich verschwunden; Flöckchen in der Flüssigkeit.

b) Mit Zusatz von 0,05 % HCl: wie bei obigem.

Versuch 7.

Dauer: 5½ Stunden. Temperatur: 40—50° C.

a) Mit Zusatz von 0,1 % HCl: Fibrinstück fast gänzlich gelöst; nur winziger, häutiger Rest übrig.

b) Ohne Zusatz von HCl: Fibrinstück stark corrodirt, aber nicht gelöst.

Controle. — Glycerinwasser mit Zusatz von 0,1 % HCl: Fibrinstück unversehrt erhalten.

Versuch 8.

Der Glycerinextract wurde vorher auf 80° C. erhitzt.

Mit Zusatz von 0,2 % HCl: Fibrinstück nicht angegriffen, selbst nach langem Stehen.

Alnus incana var. *glauca.*

Versuch 9.

Dauer: 4½ Stunden. Temperatur: 40—50° C.

a) Mit Zusatz von 0,1 % HCl: Fibrinstück gelöst, nur einige äusserst kleine, corrodirte Stücke übrig.

b) Mit Zusatz von 0,05 % HCl: wie bei obigem.

Controle. — Glycerinwasser mit 0,1 % HCl: Fibrinstück völlig unversehrt.

Versuch 10.

Dauer: 20 Stunden. Temperatur: 37° C.

Mit Zusatz von 0,2 % Na_2CO_3: Fibrinstück völlig erhalten; keine Auflösung bemerkbar.

Nach den obenstehenden Versuchsergebnissen kann es nicht mehr angezweifelt werden, dass aus den untersuchten Wurzelknöllchen das wirksame proteolytische Enzym sich extrahiren lässt[1]). Aehnliche Beobachtungen würden sich leicht auf andere Mykorrhizen ausdehnen lassen. Man fragt sich nun: Stammt das Enzym von der Wirthspflanze oder dem endophytischen Pilz? Fermi und Buscalioni (I, p. 145) haben sich in folgender Weise ausgesprochen: „Viele Mykorrhizen, die auf den Wurzeln unserer gewöhnlichsten Waldpflanzen, wie Ericaceen und anderen, leben, wirken activ auf die Gelatine. Die Sache verhält sich aber nicht ganz einfach, insofern man mit zwei Factoren, den Wurzeln und dem Pilz, zu rechnen hat." Nachdem wir jedoch in obigen Kapiteln die cytologischen Veränderungen in Mykorrhizenzellen in ihren Einzelheiten studirt und die enge Beziehung derselben zu der Pilzverdauung erkannt haben, ergiebt sich von selbst, dass das proteolytische Enzym von dem Wirthszellplasma producirt wird, und die Pilzmasse unter Einwirkung desselben die rasche Verdauung erfährt. Dass die Production dieses Enzyms von der Pilzinfection abhängt, geht aus der Thatsache hervor, dass ich bei wiederholten Versuchen mit den knöllchenfreien Wurzeln von *Podocarpus* gar keine oder nur äusserst schwache enzymatische Wirkung constatiren konnte.

Zur näheren Charakterisirung des proteolytischen Enzyms in den Knöllchen habe ich bis jetzt keine Versuche angestellt. Soweit es sich aber aus obigen Versuchsresultaten entnehmen lässt, ist das Enzym in schwach saurem Medium wirksam, nicht aber in alkalischem, und wird durch Erhitzen auf 80° C. zerstört. Um Albumose und Pepton in den Producten der Fibrinverdauung nachzuweisen, verfuhr ich folgendermassen: 2,5 g Fibrin liess ich in

---

1) Ich habe in ähnlicher Weise das Vorhandensein von proteolytischem Enzym in Mykorrhizen von *Yucca filamentosa* und *Y. gloriosa* nachgewiesen.

30 ccm 0,1 proc. Salzsäure aufquellen, darauf wurden 7 ccm vom Glycerinextract von *Podocarpus*-Knöllchen zugesetzt. Nach einem Tage wurde die Flüssigkeit abfiltrirt; das Filtrat gab eine starke Biuretreaction. Dann wurde es mit Ammonsulfat gesättigt und vom dabei entstehenden, reichlichen, flockigen Niederschlag abfiltrirt. Das Filtrat zeigte nun eine schwache, aber deutliche Biuretreaction, die das Vorhandensein von Pepton beweist. Ob hierbei sich auch krystallinische Spaltungsproducte vorfinden, konnte ich leider nicht feststellen.

V. Schlussbemerkung und Zusammenfassung der Resultate.

Wie ich im obigen dargethan habe, stehen alle eclatanten, cytologischen Veränderungen bei den untersuchten endotrophen Mykorrhizen in innigem Zusammenhang mit der intracellularen Verdauung von Pilzsubstanz, und ferner ist bei den vorliegenden Fällen das Vorhandensein von typischem Verdauungssaft sicher nachgewiesen. Die Symbiose zielt also in letzter Instanz, ganz analog der Carnivorie, auf die Erwerbung von eiweissartigen Nährstoffen ab. Die zuerst von Frank (III) ausgesprochene Ansicht von der Pilzverdauung steht wenigstens bei den früher von Magnus (I) studirten Orchideen und den von mir an dieser Stelle dargestellten endotrophen Mykorrhizen auf einem festeren Boden. Es ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass auch gewisse anorganische Nährstoffe, wie Stahl (I, p. 622) annimmt, dabei den Wirthspflanzen zu Gute kommen. Jedenfalls kommt die spärlich vorhandene Verbindung der Pilzhyphen nach aussen, wie schon gesagt, kaum als ein ausgiebiger Aufnahmeapparat der Nährstoffe in Betracht.

Davon unabhängig und noch offen ist die Frage nach der Ernährungsweise der endophytischen Pilze. Es gilt beinahe als erwiesen, dass die Pilze für wenigstens einen Theil der Nährstoffe auf den Kohlenhydratvorrath der Wirthspflanzen angewiesen sind. Dagegen sind wir äusserst spärlich oder sozusagen gar nicht von den bevorzugten Stickstoffquellen der intracellular lebenden Pilzmycelien unterrichtet. Künftige experimentelle Studien müssen weitere Aufklärung bringen.

Zum Schluss wird es zweckmässig sein, die wesentlichen Ergebnisse vorliegender Studien hier kurz zusammenzufassen.

1. In den Knöllchen von *Podocarpus* werden die reichlich entwickelten Mycelien des endophytischen Pilzes auf einmal von den Wirthszellen verdaut und resorbirt, dabei kommt nicht nur der plasmatische Inhalt, sondern auch die aus Chitin bestehende Hautsubstanz des Pilzes dem Wirthe zu Gute.

2. Die Knöllchen gehen nach beendigter Resorption der Pilzmasse unfehlbar zu Grunde, und sind zu erneuter Infection unfähig.

3. Der Zellkern der vom Pilz inficirten Knöllchenzellen theilt sich wiederholt auf directem Wege. Die so entstandenen, beinahe gleichgrossen Theilkerne vertheilen sich gleichmässig in dem Mycelknäuel. Die Zellkerne gestalten sich dann amöbenförmig.

4. Zugleich nimmt die Grundsubstanz der Kerne immer begieriger Farbstoffe auf, so dass öfters der ganze Kern wie eine compacte, chromatische Masse aussieht. Die hierbei im Kerne vermehrte Substanz ist wahrscheinlich eine nucleinartige Verbindung.

5. Nach beendigter Pilzverdauung verlieren die Kerne wieder die Färbbarkeit der Grundsubstanz und kehren in die normale, rundliche Form zurück.

6. Die Vielkernigkeit der Knöllchenzellen muss als eine zweckmässige Vermehrung der Activitätscentren bei der Verdauung der Pilzmasse aufgefasst werden. Die Zu- und Abnahme der nucleinartigen Substanz im Kerne während der Verdauung spricht wohl für die Theilnahme des Zellkerns bei der Enzymbildung.

7. Die hierbei auftretende, amitotische Kerntheilung ist keine Absterbeerscheinung, sondern sie stellt vielmehr ein schneller zum Ziel führendes Mittel der Kernvermehrung dar.

8. Nach beendigter Pilzverdauung ist die karyokinetische Theilungsfigur öfters in den mehrkernigen Knöllchenzellen aufzufinden. Die mehrmals durch die Amitose getheilten Kerne behalten also das Vermögen bei, sich in indirecter Weise zu theilen. Die Zahl und Anordnung der Chromosomen in den Kernen haben hierbei durch die vorhergehende Amitose keine Veränderung erfahren.

9. Im Mykorrhizom von *Psilotum* treten die pilzhaltigen Zellen in zweierlei Formen auf. Die „Pilzwirthszellen“ und die „Verdauungszellen“ kommen regellos neben einander vor.

10. Die Kernveränderungen bei der Pilzinfection bestehen hauptsächlich in der enormen Volumzunahme und der Ansammlung von Chromatinkörnchen zu einer Anzahl von grösseren Flocken oder Klumpen. Die Kernmembran geht in keinem Stadium verloren.

11. Die Hautsubstanz der Pilzhyphen, die aus Chitin besteht, bleibt nach der Verdauung unversehrt zurück. Der Hautrest wird zu einem Klumpen zusammengeballt, wobei ein amyloidartiger Stoff zum Zusammenkitten und zur Umhüllung dient.

12. Die Klumpenbildung beginnt das intracellulare Mycelium entweder simultan oder an einer localisirten Stelle. Ist letzteres der Fall, so weist die Lage des Kerns eine enge Beziehung zu diesem Vorgang auf. Der Kern beeinflusst nicht nur die Verdauung des Pilzinhalts, sondern auch die Erzeugung der amyloidartigen Klumpenkittsubstanz.

13. Bei den intracellular lebenden Mycelien bleibt die Querwandbildung der Hyphen fast vollständig aus. Die mit Fettkörpern erfüllten „Vesikel“ sind mit der unter gewissen Culturbedingungen auftretenden Anschwellung von vegetativen Hyphen vergleichbar.

14. Der in den Wurzelanschwellungen von *Alnus* wohnende Pilz ist kein echter Hyphomycet. Die Infection wird durch einzelne in die Zelle eindringende, sich in lange oder kurze Stäbchen gliedernde Fäden bewirkt.

15. Zu Anfang der Pilzinfection nimmt der Zellkern an Volum bedeutend zu. Ein dichter Plasmaklumpen erscheint in dem Kern. In diesem Klumpen treten zahlreiche, tropfenartige „Secretkörperchen“ auf, die nach beendeter Pilzverdauung wieder verschwinden.

16. Die an der Peripherie des Fadenknäuels entstehenden, kugeligen Gebilde sind eine bakteroidenartige Deformation der Fäden. Der reichliche Eiweisvorrath dieser Kugeln und Pilzfäden wird sämmtlich von den Wirthszellen verdaut und resorbirt.

17. Die Wurzelanschwellungen von *Myrica* weichen in ihrem Bau und dem sie bewohnenden Pilz von denen der Erlen bedeutend ab. Der Pilz nistet sich in einem bestimmten Gewebering ein. Der Bau der Pilzfäden, die strahlige Anordnung der Hyphenzweige und die keuligen Anschwellungen der Fadenenden sprechen für die Zugehörigkeit dieses Pilzes zur Gattung *Actinomyces*. Ein Fall von pflanzlicher „Actinomykose“ ist hiermit bekannt geworden.

18. Der Glycerinextract der *Podocarpus*-Knöllchen, *Alnus*-Wurzelanschwellungen und einiger anderer Mykorrhizen wirkt auflösend auf Fibrin in schwach saurem Medium. Die Anwesenheit von proteolytischem Enzym in den Mykorrhizen unterliegt also keinem Zweifel. Dieses Enzym stammt aus den Wirthszellen, da die cytologischen Befunde die Activität der Wirthszellen unzweideutig beweisen.

19. Die Pilzsymbiose in gewissen endotrophen Mykorrhizen zielt in letzter Instanz auf die Erwerbung eiweissartiger Nährstoffe durch die Verdauung von Pilzsubstanz ab. Die Frage nach der Ernährungsweise der endophytischen Pilze steht heute noch offen.

Tokio, Botanisches Institut, November 1901.

Figuren-Erklärung.

Die Vergrösserungen der Figuren wurden, wo nicht anders bemerkt, durch die folgenden Combinationen hergestellt:

1250 = Seibert's hom. Imm. $^{1}/_{12}$ × Oc. III.
780 = „ „ „ × Oc. II.
800 = Zeiss' hom. Imm. $^{1}/_{12}$ × Oc. 4.
480 = „ „ „ × Oc. 2.
2000 = Zeiss' Apochromat 1,5 mm Brenn., Apert. 1,30 × Compens.-Oc. 12.
1000 = „ „ × Compens.-Oc. 6.

Sämmtliche Figuren sind mittelst eines Abbe'schen Zeichenapparates entworfen.

Tafel XIV.

Fig. 1—9, Fig. 11—19 und Fig. 25—26 beziehen sich auf *Podocarpus chinensis*; Fig. 10 und Fig. 20—24 auf *Podocarpus Nageia*.

Fig. 1. Wurzelknöllchen im Längsschnitt. Zeiss' A. × Oc. 2 (50).

Fig. 2. Kerne im Knöllchen-Meristem. *a* ruhender, *b* in der Prophase befindlicher Kern (1250).

Fig. 3. Kerne in den ausgewachsenen und nicht vom Pilz inficirten Knöllchenzellen. Die Chromatinkörnchen sind in der trüben Grundsubstanz gleichmässig vertheilt (1250).

Fig. 4. Kern in der eben inficirten Zelle. Er hat an Volum zugenommen und ist in die Länge gezogen (1250).

Fig. 5. Ebensolche Kerne in verschiedenen Stadien der directen Theilung. Die Chromatinkörnchen und die Nucleolen sind unter beide Tochterkerne fast in gleichem Maasse vertheilt (1250).

Fig. 6. Eben vollzogene directe Theilungen (1250).

Fig. 7. Mehrzählige Kerne in den inficirten Zellen. Die Grundsubstanz der Kerne färbt sich sehr stark (1250).

Fig. 8. Eine vom Pilzmycel erfüllte Knöllchenzelle. Die vermehrten Kerne zerstreuen sich gleichmässig in der Pilzmasse (780).

Fig. 9. Späteres Stadium der Pilzverdauung. Neben den drei Zellkernen bleiben noch einzelne Hyphentrümmer und resistente „Sporangiolen" übrig (800).

Fig. 10. Die Zelle in ebensolchem Zustand. Zwei Kerne befinden sich in der Contactlage (800).

Fig. 11. Zellen aus dem Leitparenchym des Centralcylinders, den reichlichen Plasmagehalt und die eigenartige Kernstructur zeigend (1250).

Fig. 12—13. Kerne in den Knöllchenzellen nach vollzogener Pilzverdauung. Eine dichte, homogene Plasmamasse sammelt sich um den Kern (1250).

Fig. 14. Hypertrophirter Kern aus ebensolcher Zelle. Er sieht wie ein meristematischer Kern aus (1250).

Fig. 15. Kern im Knäuelstadium. Er ist von dichter Plasmamasse und einigen Hyphentrümmern umgeben (1250).

Fig. 16. Theil einer Knöllchenzelle nach vollzogener Pilzverdauung. Der eine Kern hat sich mitotisch getheilt und der andere ist augenscheinlich in der Prophase (780).

Fig. 17—18. Mitotische Kerntheilung (Spindelstadium) in den Knöllchenzellen nach vollzogener Pilzverdauung. An der Stelle der Spindelfasern tritt eine undifferenzirte

Kinoplasmamasse auf. Zwölf Chromosomen sind an einer Seite der Kernplatte sichtbar [die tiefer liegenden Segmente wurden bei veränderter Einstellung gezeichnet] (1250).

Fig. 19. Dieselbe im Diasterstadium. Keine Zellplatte wird angelegt (1250).

Fig. 20. Kern des Wurzelmeristems, in der Prophase (1250).

Fig. 21—22. Mitotische Theilung ebensolcher Kerne. Metakinese. Hier sind ebenfalls 12 Tochterchromosomen vorhanden (1250).

Fig. 23. Diasterstadium (1250).

Fig. 24. Etwas vorgerückteres Stadium. Die Zellplatte erscheint in der Verbindungsspindel (1250).

Fig. 25. Pseudoparenchymatische Pilzgewebe, die zuweilen ganze Knöllchenzellen ausfüllen. Zeiss' D. × Oc. 2 (240).

Fig. 26. Theil eines solchen Pilzgewebes in starker Vergrösserung. In den Pilzzellen ist eine feine netzartige Structur sichtbar (1000).

Fig. 27—37: *Psilotum triquetrum*.

Fig. 27. Ruhender Kern im Rhizom-Urmeristem. Gröbere Chromatinkörnchen sind gleichmässig im Kernraum vertheilt und durch die Fäden miteinander verbunden (1250).

Fig. 28. Ruhender Kern in den ausgewachsenen und nicht vom Pilz inficirten Rindenzellen des Rhizoms. Die feineren Chromatinkörnchen sind in der trüben Grundsubstanz gleichmässig vertheilt (1250).

Fig. 29. Voluminöser Kern in der inficirten Zelle. Die Chromatinkörnchen bilden zahlreiche grosse Flocken, und die Nucleolen haben an Volum zugenommen. Die Pilzfäden bewirken die Einkerbung des Kerns (1250).

Fig. 30—31. Ebensolche Kerne mit unregelmässiger Gestalt (1250).

Fig. 32. Kern nach vollzogener Pilzverdauung und Klumpenbildung. Er ist in den Ruhezustand eingetreten (1250).

Fig. 33. Verdauungszelle mit beginnender Klumpenbildung. Der Klumpen hat sich dicht beim Kern gebildet. Seibert's V. × Oc. II (426).

Fig. 34. Lagebeziehung des Kerns zur Klumpenbildung (780).

Fig. 35. Eine Zelle mit fertigem Klumpen (480).

Fig. 36. Septirte Pilzhyphen aus den peripherischen Rindenzellen (800).

Fig. 37. Pilzhyphen (Querschnitt) mit stark verdickter Wandung aus den Pilzwirthszellen. Sie besitzen zahlreiche amöboide hyperchromatische Kerne (800).

Tafel XV.

Fig. 38—46: *Psilotum triquetrum*.

Fig. 38. Zwei Kerne liegen auf einem fertigen Klumpen (800).

Fig. 39—40. Pilzhyphen mit kettenförmigen Anschwellungen und mit dem stark färbbaren eiweissartigen Inhalt (800).

Fig. 41. Junger „Vesikel„ mit stark gefärbten amöboiden Kernen und durch Osmium geschwärzten Fettkörpern. Die letzteren weisen anfangs ganz unregelmässige Gestalt auf (780).

Fig. 42. Ein älterer „Vesikel" mit abgerundeten Fettkörpern. Die Kerne sind nicht mehr sichtbar (800).

Fig. 43—46. Karyokinese im Urmeristem.

Fig. 43. Spindel mit zwei zugespitzten Polen (1250).

Fig. 44. Spindelstadium. Ein Pol endigt in einem kugeligen Körper (1250).

Fig. 45. Diasterstadium. Die beiden Spindelpole sind zu feinen, etwas gekrümmten Schnäbeln ausgezogen (1250).

Fig. 46. Zellplattenbildung. Die färbbaren Körner liegen an beiden Seiten der angelegten Zellplatte (1250).

Fig. 47—67: *Alnus incana* var. *glauca*.

Fig. 47. Erstes Stadium der Infection. Die bakterienartigen Fäden durchwachsen den Zellleib. Sie zerfallen in längere und kürzere Stäbchen und sind mit stark färbbaren rundlichen Knötchen versehen. Die Verzweigung der Fäden ist an einigen Stellen wahrzunehmen. Die meisten ringförmigen „Secretkörper" sind absichtlich nicht in die Figur eingetragen (2000).

Fig. 48. Theil einer Zelle in ebensolchem Zustand. In dichter Plasmamasse neben dem ungemein hypertrophirten Kern sind eine Anzahl von ringförmigen Secretkörperchen und Pilzfäden sichtbar (2000).

Fig. 49. Meristematische Zellen in der Spitze der Wurzelanschwellung (1250).

Fig. 50. Kerne in den nicht inficirten Zellen (2000).

Fig. 51. Amöboide Kerne in den inficirten Zellen in späteren Stadien (2000).

Fig. 52. Nicht inficirte Zellen mit kleinen Kernen und mehreren Stärkekörnern (480).

Fig. 53. Eben inficirte Zellen mit dichten Klumpen, die aus Plasma, Secretkörperchen und Pilzfäden bestehen, neben den Kernen (480).

Fig. 54. Eine inficirte Zelle mit beginnender Bläschenbildung an peripheren Pilzfäden (1000).

Fig. 55. Eine solche Zelle im späteren Stadium. An der Peripherie befinden sich zahlreiche fertige Bläschen und innen reichliche Pilzfäden. Ringförmige Secretkörperchen sind zwischen Pilzfäden und Bläschen zerstreut (1000).

Fig. 56. Eine Zelle nach vollständiger Resorption von Pilzsubstanzen. Zahlreiche Secretkörperchen bleiben noch auf dem Plasmanetzwerk übrig (780).

Fig. 57. Theil einer ebensolchen Zelle. Der Kern ist dunkler färbbar als vorher. In plasmatischen Wabenräumen sind noch einzelne unverdaute Bläschen sichtbar. Die Secretkörperchen liegen im Plasma eingeschlossen (2000).

Fig. 58. Erstes Stadium der Bläschenbildung. Die Pilzfäden mit endständigen Anschwellungen. Gleiches Stadium wie in Fig. 54 (2000).

Fig. 59—60. Spätere Stadien derselben. In cytoplasmatischen Wabenräumen liegen die vergrösserten und von Fäden abgelösten Bläschen, die oft schon in zwei Stücke getheilt sind (2000).

Fig. 61—62. Ausgebildete Bläschen, die in mehrere eckige Theilstücke zerfallen sind (2000).

Fig. 63. Stark färbbare, rundliche Körperchen in den Fäden und auch in einzelnen Bläschen [Fix.: Sublimatessig; Färb.: Methylenblau] (2000).

Fig. 64. Erstes Auftreten der ringförmigen Secretkörperchen im Cytoplasma neben dem Kern (2000).

Fig. 65. Aufgequollene Secretkörperchen bei späteren Stadien der Pilzverdauung (2000).

Fig. 66. Parenchymzelle aus der Peripherie des Centralcylinders, mit stark deformirten Kernen (800).

Fig. 67. Gelappte oder gekrümmte Kerne aus ebensolchen Zellen (800).

Fig. 68—70: *Myrica rubra.*

Fig. 68. Eine Zelle mit strahlenförmigem Pilzmycel (1000).

Fig. 69. Eben entstehende Anschwellungen der Hyphenäste. Flächenansicht der Zelle aus dem frischen Material, aufgehellt durch Chloralhydrat (800).

Fig. 70. Keulenförmige Anschwellungen der strahligen Hyphenäste (2000).

Literatur-Verzeichniss.

Arnoldi, W., I. Beiträge zur Morphologie einiger Gymnospermen. V. Weitere Untersuchungen der Embryogenie in der Familie der Sequoiaceen. Bull. d. l. Soc. imp. d. Nat. Moscou. Année 1900, No. 4.

Bernatzky, J., I. Beiträge zur Kenntniss der endotrophen Mykorrhizen. Természetrajzi Füzetek, 1899.

Brunchorst, J., I. Ueber die Wurzelanschwellungen von *Alnus* und den Elaeagnaceen. Unters. a. d. botan. Inst. Tübingen, II, 1, 1886.

Buscalioni, L., I. Osservazioni e ricerche sulla cellula vegetale. Ann. d. R. Inst. Bot. Roma, VII, 1897—98.

— — II. Contributione allo studio della membrana cellulare. Malpighia, VII, 1893.

Cavara, F., I. Ipertrofie ed anomalie nucleari in seguito a parassitismo vegetale. Sep.-Abdr. 1896.

Chodat, R., und Lendner, A., I. Sur les Mycorrhizes du *Listera cordata*. Sep.-Abdr. 1898.

Chodat, R., I. Le noyau d. qu. cas de parasitisme et de symbiose intracell. Paris 1900.

Chun, C., I. Ueber die Bedeutung der directen Kerntheilung. Sitzber. d. physik. öcon. Gesellsch. Königsberg, 1890.

Dangeard, P.-A., und Armand, L., I. Observations de biologie cellulaire. Le Botaniste 5e Sér., 6e Fasc., 1897.

Fermi, C., und Buscalioni, L., I. Die proteolytischen Enzyme im Pflanzenreich. Centralbl. f. Bakteriologie, 2. Abth., V, 1899.

Fischer, A., I. Untersuchungen über Bakterien. Jahrb. f. wiss. Botan., XXVII, 1895.

— — II. Fixirung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena 1899.

Flemming, W., I. Ueber die Bildung von Richtungsfiguren in Säugethiereiern beim Untergang Graaf'scher Follikel. Archiv f. Anat. u. Entwickelungsgeschichte, Jahrg. 1885.

— — II. Amitose. Merkel und Bonnet's Ergebnisse d. Anatomie und Entwickelungsgeschichte, II. 1892.

Frank, A. B., I. Ueber die auf Wurzelsymbiosen beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. Ber. d. D. botan. Gesellsch., III, 1885.

— — II. Ueber neue Mykorrhiza-Formen. Ebenda V, 1887.

— — III. Ueber die auf Verdauung von Pilzen abzielende Symbiose der mit endotrophen Mykorrhizen begabten Pflanzen, sowie der Leguminosen und Erlen. Ebenda IX, 1891.

— — IV. Lehrbuch der Botanik, Bd. I, 1892.

Green, J. R., I. The soluble ferments and fermentation. Cambridge, 1899.

Grevillius, A. H., I. Ueber Mykorrhizen bei der Gattung *Botrychium* nebst einigen Bemerkungen über das Auftreten etc. Flora, Bd. 80, 1895.

Groom, P., I. On *Thismia Aseroe* (Beccari) and its Mycorrhiza. Ann. of Botan., IX, 1895.
Haberlandt, G., I. Ueber die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen. 1887.
— — II. Physiologische Pflanzenanatomie. 1896.
Heidenhain, M., I. Beiträge zur Kenntniss der Topographie und Histologie der Kloake und ihrer drüsigen Adnexa bei den einheimischen Tritonen. Archiv für mikroskop. Anat., XXXV, 1890.
— — II. Ueber die Structur der Darmepithelzellen. Archiv für mikroskop. Anat., LIV, 1899.
Heidenhain, R., I. Physiologie der Absonderungsvorgänge. Hermann's Handbuch d. Physiologie, Bd. V, 1880.
Hiltner, L., I. Ueber die Bedeutung der Wurzelknöllchen von *Alnus glutinosa* für die Stickstoffernährung dieser Pflanze. Landw. Versuchsst., XLVI, 1899.
Hofer, B., I. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss des Kerns auf das Protoplasma. Jenaische Zeitschrift, XXIV, 1890.
Höveler, W., I. Ueber die Verwerthung des Humus bei der Ernährung der chlorophyllführenden Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Botan., XXIV, 1892.
Huie, L., I. Changes in the cellorgans of *Drosera rotundifolia*, produced by Feeding with Eggalbumin. Quart. Journ. micr. Science, XXXIX, 1897.
— — II. Further Study of cytological changes produced in *Drosera*. part. II. Ebenda XLII, 1899.
Humphrey, J. E., I. Nucleolen und Centrosomen. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. XII, 1894.
Jäger, L., I. Beiträge zur Kenntniss der Endospermbildung und zur Embryologie von *Taxus baccata*. Flora, Bd. 86, 1899.
Janse, J. M., I. Les endophytes radicaux des quelques plantes javanaises. Ann. d. jard. botan. Buitenzorg, XIV, 1897.
Johow, F., I. Die chlorophyllfreien Humusbewohner West-Indien's. Jahrb. f. wiss. Botan., XVI, 1885.
— — II. Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biol. entwickl. Verhältnissen. Ebenda XX, 1889.
Karsten, G., I. Ueber Beziehungen der Nucleolen zu den Centrosomen bei *Psilotum triquetrum*. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., XI, 1893.
Klebs, G., I. Ueber den Einfluss des Kernes in der Zelle. Biol. Centralbl., VII, 1887.
— — II. Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.
Korschelt, E., I. Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. u. Ontogen., IV, 1889.
Lagerheim, G., I. Ueber einen bakterienähnlichen Pilz, der *Tylenchus agrostidis* tödtet. Medd. f. Stockholms Högsk. Botan. Inst., III, 1900.
Macallum, A. B., I. Contribution to the morphology and physiology of the cell. 1890.
Macdougal, D. T., I. Symbiotic saprophytism. Ann. of Botany, XIII, 1899.
— — II. Symbiosis and Saprophytism. Contr. f. New-York botan. Gard., No. 1, 1899.
Magnus, W., I. Studien an der endotrophen Mykorrhiza von *Neottia Nidus avis* L. Jahrb. f. wiss. Botan., XXXV, 1900.
Mathews, A., I. The Changes in Structure of the pancreas cell. Journ. of. Morphol. XV. Suppl. 1899.
Miyoshi, M., I. Die Durchbohrung von Membranen durch Pilzfäden. Jahrb. f. wiss. Botan., XXVIII, 1895.

Mollberg, A., I. Untersuchungen über die Pilze in den Wurzeln der Orchideen. Jen. Zeitschr., XVII, 1884.

Molliard, M., I. Hypertrophie pathologique de Cellules vegetales. Revue gen. d. Botan., IX, 1897.

Möller, H., I. Ueber *Plasmodiophora alni*. Bericht der Deutsch. Botan. Gesellsch., III, 1885.

— — II. Beiträge zur Kenntniss der *Frankia subtilis*. Ebenda VII, 1889.

Nathansohn, A., I. Physiologische Untersuchungen über amitotische Kerntheilung. Jahrb. f. wiss. Botan., XXXV, 1900.

Nawaschin, S., I. Beobachtungen über den feineren Bau und Umwandlungen von *Plasmodiophora brassicae* Woron. im Laufe ihres intracellularen Lebens. Flora, Bd. 86, 1899.

Němec, B., I. Centrosomenähnliche Gebilde in vegetativen Zellen der Gefässpflanzen. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., XIX, 5. 1901.

Nobbe, F., und Hiltner, L., I. Die endotrophe Mykorrhiza von *Podocarpus* und ihre physiologische Bedeutung. Landwirthsch. Versuchsst., LI, 1899.

Penzig, O., I. Beiträge zur Kenntniss der Gattung *Epirrhizantes* Bl. Ann. d. jard. bot., Buitenzorg, XVII, 1901.

Pfeffer, W., I. Ueber die fleischfressenden Pflanzen und über Ernährung durch Aufnahme organischer Nährstoffe überhaupt. Landwirthsch. Jahrb., VI, 1877.

— — II. Pflanzenphysiologie, Bd. I, 1897.

— — III. „ Bd. II, 1, 1901.

Rabl, H., I. Untersuchungen über die menschliche Oberhaut und ihre Anhangsgebilde mit besonderer Rücksicht auf die Verhornung. Archiv f. mikroskop. Anatomie, XLVIII, 1897.

Reinitzer, F., I. Ueber die Eignung der Huminsubstanzen zur Ernährung von Pilzen. Botan. Zeitung, Bd. 58, 1900.

Reissek, S., I. Die Endophyten der Pflanzenzelle, 1846.

Rosen, F., I. Kerne und Kernkörperchen in meristematischen und sporogenen Geweben. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, VII, 1896.

Rosenberg, O., I. Physiologisch-cytologische Untersuchungen über *Drosera rotundifolia* L. Medd. f. Stockholm's Högsk. Botan. Inst. II, 1899.

Sandoval, L., I. Der Strahlenpilz. Strassburg 1899.

Schlicht, A., I. Beitrag zur Kenntniss der Verbreitung und der Bedeutung der Mykorrhizen. Inaug.-Diss. 1889.

Solms-Laubach, H., Graf zu, I. Der Aufbau des Stocks von *Psilotum triquetrum*. Ann. d. jard. bot. Buit. IV, 1884.

Stahl, E., I. Der Sinn der Mykorrhizenbildung. Jahrb. f. wiss. Botan., XXXIV, 1900.

Strasburger, E., I. Zellbildung und Zelltheilung. Jena 1880.

— — II. Ueber die Wirkungssphäre der Zellkerne und die Zellgrösse. Histologische Beiträge, V, 1893.

Toumey, J. W., I. An Inquiry into the cause and nature of crown-gall. Bull. 33. of Univ. of Arizona Agr. Exp. St. 1900.

Townsend, C. O., I. Der Einfluss des Zellkerns auf die Bildung der Zellhaut. Jahrb. f. wiss. Botan., XXX, 1897.

Tubeuf, K. v., I. Die Haarbildungen der Coniferen. Sonderabdr. a. d. forst-naturwiss. Zeitschr. 1896.

Verworn, M., I. Die physiologische Bedeutung des Zellkernes. Pflüger's Archiv f. d. gesammt. Physiologie, LI, 1892.

Wahrlich, W., I. Beiträge zur Kenntniss der Orchideen-Wurzelspitze. Botan. Ztg., XLIV, 1886.

Wilson, E. B., I. The Cell in Development and Inheritance. II. Edition, 1900.

Wisselingh, C. van, I. Mikrochemische Untersuchungen über die Zellwände der *Fungi*. Jahrb. f. wiss. Botan., XXXI, 1898.

Zacharias, E., I. Ueber das Verhalten des Zellkernes in wachsenden Zellen. Flora, Bd. 81, 1895.

— — II. Ueber Nachweis und Vorkommen von Nucleïn. Ber. d. D. botan. Gesellsch., XVI, 1898.

Ziegler, H. E., I. Die biologische Bedeutung der amitotischen Kerntheilung im Thierreich. Biol. Centralbl., XI, 1891.

Bemerkungen zur Abhandlung E. Heinricher's: „Die grünen Halbschmarotzer. IV. Nachträge zu *Euphrasia, Odontites* und *Alectorolophus*“ [1]).

Von

R. v. Wettstein.

Seit Jahren arbeiten Prof. Heinricher und ich auf sich berührenden Arbeitsgebieten. Ich habe in den halbparasitär lebenden Formen der Rhinanthaceen eine zur Klärung descendenztheoretischer Fragen sehr dankbare Pflanzengruppe gefunden, die von mir und einigen mir nahe stehenden Botanikern monographisch studirt wurde [2]). Prof. Heinricher wurde durch seine Studien über *Lathraea* zur Untersuchung des physiologischen Verhaltens dieser Pflanzengruppe geführt. Ich muss betonen, dass ich in dieser Arbeitstheilung und gegenseitigen Ergänzung etwas höchst willkommenes erblicke, da sie eine Vertiefung unserer Kenntnisse über die erwähnte Pflanzengruppe zur Folge haben kann, die sich sehr fruchtbar gestalten könnte.

Zu meinem aufrichtigen Bedauern muss ich sehen, dass Prof. Heinricher diese Berührung unserer Arbeitsgebiete ganz anders auffasst, dass sie von ihm nur benützt wird, um — warum weiss ich nicht — Streitpunkte zu finden oder zu schaffen.

Ich bedauere dies in meinem Interesse, da ich durch die von Zeit zu Zeit nothwendig werdende Abwehr ungerechtfertigter Angriffe von fruchtbarerer Arbeit abgehalten werde; ich bedauere dies im Interesse Prof. Heinricher's, da dadurch seine so viel

---

1) Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVII, Heft 2, p. 264.

2) Vergl. R. v. Wettstein, Die Arten der Gattung *Euphrasia* (Oesterr. botan. Zeitschr. 1894 und 95); Monographie der Gattung *Euphrasia*, 1896. — Sterneck, Beitrag zur Kenntniss der Gattung *Alectorolophus* (Oesterr. botan. Zeitschr. 1895); Monographie der Gattung *Alectorolophus*, 1901. — J. Hoffmann, Beitrag zur Kenntniss der Gattung *Odontites* (Oesterr. botan. Zeitschr. 1897).

Schönes enthaltenden Arbeiten den Charakter allmählich aufbauender, ein bestimmtes wissenschaftliches Programm verfolgender Publicationen verlieren und den Charakter gelegentlicher Streitschriften erhalten; ich bedauere dies endlich im Interesse der Sache, da weiteren Fachkreisen durch diesen polemischen Charakter der Publicationen nur die Lust verdorben wird, sich mit der so interessanten Pflanzengruppe zu beschäftigen.

Im Jahre 1898 erschien in diesen Jahrbüchern (XXXI. Bd., p. 77) der erste Theil der Abhandlungen Prof. Heinricher's über die grünen Halbschmarotzer mit dem Untertitel „I. *Odontites, Euphrasia* und *Orthantha*", in welchem der Verf. neben Mittheilung werthvoller Beobachtungen den Versuch machte, die Mittheilungen, welche ich in meiner Monographie der Gattung *Euphrasia* in Bezug auf die Keimungsgeschichte und Physiologie machte, als unrichtig oder als nicht bewiesen hinzustellen. In einer Erwiderung in dieser Zeitschrift (XXXI. p. 197ff) konnte ich wohl mit voller Bestimmtheit zeigen, dass Heinricher's „Ergebnisse — soweit sie die von mir erwähnten Thatsachen betrafen — nichts anderes als eine vollständige Bestätigung, nur in einem Punkte eine Ergänzung meiner früher publicirten Angaben sind".

Um den Streit bei der für jeden Objectiven wohl ganz klaren Sachlage nicht unnöthig auszuspinnen, unterliess ich eine Erwiderung auf die „Gegenbemerkungen" Heinricher's in dieser Zeitschrift (Bd. XXXII, p. 166)[1]. Aus demselben Grunde verzichtete ich auf eine ausführliche Entgegnung auf gewisse aggressive Sätze[2] in Heinricher's Abhandlung II (diese Zeitschrift XXXII., p. 388 ff.) und beschränkte mich auf eine kurze Abwehr des aggressivsten der-

---

1) Vergl. die Anzeige dieser Publication in Oesterr. botan. Zeitschr. 1898, p. 354.

2) Einzelne solcher Sätze, wie die auf p. 411, hat Prof. Heinricher selbst indessen als überflüssig erwiesen. A. a. O. bezweifelte Prof. Heinricher die Richtigkeit meiner Angabe, dass bei *E. Rostkoviana* bei Einzelkultur ohne Wirth einzelne Exemplare zur Blüthe und Fruchtbildung gelangen können (Oesterr. botan. Zeitschr. 1897, p. 324), während nach ihm (a. a. O. p. 412 und p. 122 seiner ersten Abhandlung) *E. Rostkoviana*, unter solchen Verhältnissen kultivirt, nicht über die Anlage des dritten oder vierten Blattpaares hinausgeht. In seiner neuesten Arbeit (p. 268) theilt Heinricher schon mit, dass es ihm gelang, unter diesen Verhältnissen die Pflanzen bis zur Anlage von 8 Blattpaaren zu bringen. Dabei experimentirte er 1898 und 1899 mit nur 5 Pflanzen; ich 1896 mit 62. Auf p. 287 seiner neuesten Arbeit erklärt Heinricher selbst die Differenz unserer Ergebnisse, anerkennt damit also die Richtigkeit der meinigen.

selben in einer Anmerkung meiner „Descendenztheoretischen Untersuchungen I" (Denkschr. der K. Akademie d. Wissensch. in Wien, LXX. Bd. p. 322).

Prof. Heinricher hat diese absichtliche und wohlgemeinte Zurückhaltung meinerseits offenbar missverstanden und hält nun den Moment für geeignet, um umso heftiger mich neuerdings anzugreifen. Es geschieht dies in seiner neuesten Abhandlung: „Die grünen Halbschmarotzer IV. Nachtrag zu *Euphrasia*, *Odontites* und *Alectorolophus*. Kritische Bemerkungen zur Systematik letzterer Gattung." (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVII, p. 264ff.). Abschnitt C. des zweiten Theiles dieser Publication zeigt so sehr das Bestreben, Differenzen in den Ergebnissen ausfindig zu machen und einen Streitfall zu schaffen, dass ich mich gezwungen sehe, meine Zurückhaltung aufzugeben. Ich begreife es nicht, warum Prof. Heinricher sich zu einem so schlecht begründeten, unlogisch aufgebauten und daher unberechtigten Angriff hinreissen liess.

Ich hebe ausdrücklich hervor, dass diese Charakteristik sowie die folgenden Ausführungen sich auf den erwähnten Abschnitt C beziehen; die übrigen Theile der Abhandlung enthalten wieder werthvolle Beiträge zur Kenntniss der Ernährungsverhältnisse der Rhinanthaceen.

Der Sachverhalt, um den es sich in dem erwähnten Abschnitte C, der den Titel führt „Die Abhängigkeit der Grössen- und Verzweigungsverhältnisse (der Tracht) von der Ernährung, erläutert an den Kulturergebnissen mit *Alectorolophus angustifolius* Heynh. und *A. lanceolatus* (Neilr) Stern. Kritische Bemerkungen zur Systematik der *Alectorolophus*-Arten" handelt, ist kurz folgender. Ich habe zunächst für die Gattung *Gentiana*, Sect. *Endotricha* das Vorkommen saisondimorpher Arten nachgewiesen [1]). Diese Auffindung erwies sich dann später bei Untersuchungen über die Gattungen *Euphrasia*, *Alectorolophus*, *Odontites*, *Melampyrum* u. a. insofern als eine glückliche, als sie zur Klärung der bis dahin sehr verworrenen, schwierigen Systematik dieser Gattungen wesentlich bei-

1) R. v. Wettstein. Die Arten der Gattung *Gentiana*; Sect. *Endotricha* (Oesterr. botan. Zeitschr. 1891—92); Der Saisondimorphismus als Ausgangspunkt für die Bildung neuer Arten im Pflanzenreiche (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1895). — Vergl. auch meine „Descendenztheoretischen Untersuchungen I" (Denkschr. d. Akad. d. Wissenschaft., Wien 1901).

trug. Die saisondimorphen Arten wurden von mir nicht bloss durch ihr ökologisches Verhalten, sondern auch durch morphologische Merkmale unterschieden, welche insbesondere die Zahl und relative Länge der Stengelinternodien, die Art der Verzweigung und Blattform betrafen. v. Sterneck hat dann ähnliche morphologische Verhältnisse bei der Gattung *Alectorolophus*[1]), Hoffmann bei *Odontites* beobachtet[2]).

Wenn ich hier gegen die Angriffe Heinricher's auftrete, obwohl dieselben zum Theil gegen v. Sterneck gerichtet sind, so ist dies vollständig dadurch begründet, dass Prof. Heinricher selbst seine Einwendungen gegen einzelne Angaben Sterneck's gegen mich verwerthet, und dass ich selbst in meinen „Descendenztheoretischen Untersuchungen I" die Anschauungen Sterneck's vollständig zu den meinen machte.

Prof. Heinricher hat nun mit einer Art der Gattung *Alectorolophus*, welche er für eine Wuchsform des *A. angustifolius* Heynh., also einer spätblühenden Art, hielt, Kulturversuche gemacht, welche im Innsbrucker botanischen Garten Pflanzen lieferten, auf welche die Diagnose, die Sterneck für *A. angustifolius* gab, nicht passte.

Er zog daraus den Schluss in Punkt 3 seiner Ergebnisse (a. a. O. p. 297):

„3. Ergeben die Versuche, dass die zur Charakteristik des *A. angustifolius* von Sterneck aufgestellten diagnostischen Merkmale, soweit sie zunächst die vegetativen Theile betreffen, zum grossen Theil unbrauchbar sind oder doch nur in eingeschränktem Maasse Verwendung finden können."

Ein unvoreingenommener Beobachter hätte vielleicht schon hier sich die Frage vorgelegt, ob denn die Pflanze, mit der er experimentirt, die richtige ist, da es doch auffallend wäre, wenn ein Monograph in so wichtigen Punkten eine unzutreffende Diagnose geliefert hätte.

Prof. Heinricher hat sich diese Frage nicht vorgelegt; er führt eine Beobachtung an, welche er mit angeblichem *A. lanceolatus* var. *subalpinus*, der frühblühenden Parallelart des *A. angustifolius* anstellte, und die auch zum Ergebniss führte, dass die

1) l. c.
2) l. c.

von Sterneck angeführten Merkmale zum grossen Theile nicht stimmen[1]), und folgert daraus (p. 302):

4. „Die Heranziehung von Merkmalen, welche die Verzweigung (ob überhaupt verzweigt oder nicht, ob reicher oder spärlicher verzweigt) betreffen, ferner die Stellung der Seitenzweige, Länge der Internodien und Blätter, sind zur Kennzeichnung der Arten der Gattung *Alectorolophus* nicht oder nur eingeschränkt und bedingungsweise brauchbar. Alle diese Verhältnisse sind allgemein von den Ernährungsbedingungen und dem Belichtungsmaass in hohem Grade abhängig; sie dürften darum bei allen Pflanzen mit einer gewissen Vorsicht zu gebrauchen sein, fluctuiren aber besonders stark bei diesen parasitisch sich ernährenden Gewächsen" und dann (p. 303):

5. Die Merkmale, die Sterneck zur Unterscheidung der saisondimorphen Arten der Gattung *Alectorolophus* an mehreren Punkten bespricht, p. 470 in der Form eines Schlüssels wie folgt giebt: (folgt der Abdruck) sind zur Unterscheidung dieser Arten nicht geeignet, da sie in die Kategorie des unter 4 angeführten Merkmals fallen. Gezeigt wurde dies eingehend durch die Kulturversuche für das Artenpaar: *A. lanceolatus* und *A. angustifolius.* Aus den unter Punkt 4 angeführten Gründen ist ihre Gültigkeit für die Gattung *Alectorolophus* allgemein zu bestreiten[2]).

---

1) Ich will diesen Umstand nicht zu eingehend besprechen, da ihn auch Heinricher nur nebenbei behandelt; ich will nur folgendes bemerken: Das Nichtstimmen der von Sterneck angegebenen Merkmale wird am besten durch folgendes illustrirt. Heinricher sagt (gesperrt gedruckt): „Auf das Nichtzutreffen des Merkmales „zwischen der Blüthenähre und der obersten Verzweigung finden sich keine Laubblätter", lege ich Gewicht, weil dieses Merkmal nach Sterneck die aestivales der saisondimorphen Arten kennzeichnen soll" und fügt bei, dass bei fünf Exemplaren (von acht) zwischen den obersten Seitensprossen und der Blüthenähre ein paar Laubblätter eingeschaltet war. — Und was sagt Sterneck an jener Stelle, an der er die Merkmale angiebt, „welche die aestivales der saisondimorphen Arten charakterisiren sollen"? (Oesterr. botan. Zeitschr. 1895, p. 45): „Bei den frühblüthigen finden sich diese Laubblätter garnicht oder höchstens 1, in Ausnahmefällen 2 solche Paare." Wenn es also auch hier leicht ist, Heinricher zu widerlegen, so will ich — wie schon erwähnt — auf diesen Punkt nicht näher eingehen, da ja aus Heinricher's Angaben garnicht zu entnehmen ist, mit welcher Pflanze er experimentirte. Heinricher zeigt bei der Bestimmung seiner Versuchspflanzen solche Irrthümer (vergl. das p. 691 ff. dargelegte, ferner die eigene Angabe Heinricher's, dass der *Alectorolophus major*, von dem in der Abhandlung II so viel die Rede ist, sich später als *A. hirsutus* herausstellte, obwohl um Innsbruck *A. major* garnicht vorkommt; vergl. Sterneck, Oesterr. botan. Zeitschr., 1895, p. 162), dass sein *A lanceolatus* var. *subalpinus* auch etwas anderes gewesen sein könnte.

2) Auch dieses „Hauptergebniss" enthält zwei nicht nebensächliche Incorrectheiten. Es ist nicht richtig, dass Heinricher Kulturversuche mit dem Artenpaare *A. lanceo-*

Dann deducirt Prof. Heinricher weiter: „Die Arbeiten Sterneck's und Hoffmann's schliessen sich aber enge an diejenigen an, in welchen von Wettstein, der ersteren Lehrer, zuerst die saisondimorphen Arten durch qualitativ wesentlich dieselben Merkmale als unterscheidbar erklärt hatte." Heinricher sagt selbst, dass er mit *Euphrasia* nach dieser Richtung keine Kulturen durchführte; gelangt aber trotzdem sofort zum Schlusse:

„6. Die von Wettstein und vor allem von seinen Schülern (Hoffmann, Sterneck) zur Unterscheidunng der saisondimorphen Arten der Gattungen *Euphrasia, Alectorolophus* und *Odontites* herangezogenen und besonders betonten, die Verzweigung betreffenden Merkmale sind zur Diagnostik dieser Arten unbrauchbar.

Dieser Schlusssatz ist es vor allem, der mich berechtigt, den Vorwurf (s. p. 687) der schlechten Begründung und des unlogischen Aufbaues seines Angriffes zu erheben, wozu noch kommt, dass dieser Angriff in Folge Fehlerhaftigkeit der gesammten Praemissen vollständig unberechtigt ist.

Nehmen wir einen Moment an, die Voraussetzungen, auf Grund deren Prof. Heinricher zu seinen Hauptergebnissen 3, 4 und 5 gelangte, wären zutreffend, so ist es unberechtigt und unlogisch von einem mit 2 *Alectorolophus*-Formen gemachten Experimente ohne weiteres auf die Verhältnisse einer ganz anderen Gattung nämlich *Euphrasia* zu schliessen, besonders wenn es sich um einen vehementen Angriff gegen einen Monographen handelt, der seit nahezu einem Jahrzehnte die Gattung in einer so eingehenden Weise studirte, wie wohl bisher eine zweite Gattung noch nicht beobachtet wurde, von der der Herr Angreifer selbst sagt, dass er „nach dieser Richtung keine Kulturen durchführte". Es ist

latus und *A. angustifolius* machte: er hat seiner eigenen Auffassung nach — in Wirklichkeit ist der Irrthum, wie wir sehen werden, noch viel grösser — mit *A. lanceolatus* var. *subalpinus* und der alpinen Wuchsform des *A. angustifolius* gearbeitet, und dass ein Vergleich dieser beiden Varietäten andere Resultate liefern muss, als ein Vergleich der beiden typischen Formen, auf die sich die Angaben Sterneck's bezogen, ist selbstverständlich. — Ferner ist es nicht am Platze, hier zum Vergleiche die Stelle aus Sterneck's Bestimmungsschlüssel zu citiren, von dem derselbe selbst sagt (p. 470), dass er für den praktischen Gebrauch ist, dass er zum Bestimmen der Arten mit Ausschluss der Formen, Varietäten (man beachte, dass Heinricher nur mit Varietäten und Wuchsformen operirte) und Bastarde dienen soll, und nur die augenfälligsten Merkmale hervorhebt. Es wären hier die Ausführungen Sterneck's auf p. 45/46 zu berücksichtigen gewesen.

überdies unlogisch aus dem Resultate (Punkt 4) — dessen Richtigkeit ich momentan noch supponiren will — dass Merkmale „nicht oder nur eingeschränkt und bedingungsweise", "mit grösster Vorsicht" brauchbar sind, ohne weiteres den Schluss zu ziehen, „sie sind unbrauchbar".

Dazu kommt nun noch, dass die ganzen Prämissen, auf denen sich diese bestimmt formulirten und aggressiven Schlüsse aufbauen, vollständig falsch sind.

Prof. Heinricher experimentirte nämlich mit einer Pflanze, die er falsch bestimmte, die etwas ganz anderes ist, als wofür er sie hielt. Bei Untersuchungen über so subtile systematische Fragen, wie diejenigen sind, um die es sich da handelte, ist es eine Grundbedingung, dass man mit einwandfreiem, sicherm Materiale arbeitet. Dass sein Material diesen Anforderungen nicht entsprach, hätte Prof. Heinricher leicht einsehen können, wie wir aus seinen eigenen Darlegungen entnehmen.

Prof. Heinricher experimentirte mit einer Pflanze, die er für *Alectorolophus angustifolius* Heynh. hielt. Er erzielte aus dem Samen derselben Pflanzen, welche mit der Diagnose, welche der Monograph der Gattung, Sterneck, für *A. angustifolius* gab, nicht stimmten; er legte sich nicht die Frage vor, ob er nicht etwa eine andere Pflanze vor sich habe, sondern deducirte daraus, dass die Diagnose des Monographen falsch sei.

Prof. Heinricher fand dann (vergl. p. 309) bei Lans ober Innsbruck eine Pflanze, welche viel besser mit der Diagnose des *A. angustifolius* übereinstimmte (bei Lans kommt thatsächlich *A. angustifolius* massenhaft vor; von mir beispielsweise dort in Gesellschaft von Prof. Dr. K. v. Dalla Torre im Herbste 1899 beobachtet); er bemerkte noch immer nicht, dass seine Versuchspflanze nicht *A. angustifolius* war, sondern meinte eine Pflanze entdeckt zu haben, „auf die er die Systematiker aufmerksam machen möchte" (p. 309).

Prof. Heinricher bekam dann meine im Januar 1901, also ein halbes Jahr vor Niederschrift seiner Abhandlung, erschienene Publication „Descendenztheoretische Untersuchungen I. Untersuchungen über den Saisondimorphismus im Pflanzenreiche," (Denkschrift der kaiserl. Akademie der Wissensch. in Wien, LXX. Bd). zu Gesichte[1]), wurde dadurch aufmerksam gemacht, dass es aus

1) Warum „auf Umwegen"? Wenn schon Prof. Heinricher mich nicht um die Arbeit ersuchen wollte, so gab's denn doch noch den geraden Weg der Entlehnung aus einer der Wiener Bibliotheken oder der Bestellung bei dem Akademie-Buchhändler.

der Gruppe des *A. angustifolius* 3 Arten giebt, und nun kam auch ihm der Verdacht, dass er vielleicht doch nicht den *A. angustifolius* vor sich hatte. Er sagt (p. 312, 313): „Nun erscheint es mir ziemlich sicher, dass Wettstein diese Form (nämlich die saisondimorph nicht gegliederte Hochgebirgsform) und die dritte Art der Gruppe in der von mir als alpine Form des *A. augustifolius* in meine Kulturversuche einbezogenen Pflanze von der Hochiss, von der Rofanspitze etc. erblicken wird. Ich halte es selbst nicht für ausgeschlossen, dass diese Form theilweise von der Pflanze abweicht, als die uns der *A. angustifolius* tieferer Standorte erscheint und vielleicht hängt damit die geringe Uebereinstimmung zusammen, die ich z. B. rücksichtlich der Angaben Sterneck's über die Blüthengrösse des *A. angustifolius* und der von mir kultivirten Pflanzen p. 305 hervorhob[1]). Vielleicht gehören hierher auch die Merkmale, welche ich p. 309 von dem *A. angustifolius* aus Lans bei Innsbruck erwähne, wo ich von einer eventuellen Varietät derselben spreche . . . .“ und dann weiter (p. 314): „Das wesentlichste Resultat dieses Abschnittes vorliegender Arbeit . . . . bleibt, glaube ich, unberührt, mag meine als haupsächlichstes Beweismaterial gezogene Pflanze aus der hochalpinen Region sich als geographische Parallel-Art des *A. angustifolius* der tieferen Region herausstellen oder als *A. angustifolius* der älteren Auffassung gelten.“

Aus diesen Stellen geht wohl klar hervor, dass Herr Prof. Heinricher nachträglich zur Einsicht kam, dass er zum mindesten mit einer nicht ganz unzweifelhaften Pflanze gearbeitet hatte; es wäre seine Pflicht gewesen, in diesem Momente an eine Umarbeitung seines Manuscriptes zu schreiten, umsomehr, als er in demselben auf Grund der Versuchsergebnisse mit dieser Pflanze sich zu einem so scharfen Angriff hatte hinreissen lassen. Prof. Heinricher that das nicht; er tröstete sich mit dem Satze p. 314: „Denn sicher gelingt es auch mit dem *A. angustifolius* der tieferen Region, je nach Auswahl der Ernährungsbedingungen, eine gleich reiche Stufenleiter von der unverzweigten zwergigen Hungerform bis zur reichst verzweigten mächtigen Pflanze zu sichern. Im Falle eines Zweifels bin ich auch bereit, das Experiment mit Samen der Pflanze der tieferen Region (Lans bei Innsbruck) zu wiederholen.“

1) Nicht nur die geringe Uebereinstimmung in der Blüthengrösse, sondern die in allen anderen Merkmalen hängt damit zusammen!!

Prof. Heinricher täuscht sich aber, wenn er glaubt, sich in so leichter Weise über den Umstand, dass er mit einer unpassenden Pflanze experimentirte, hinwegsetzen zu können. Wenn man Experimente durchführt, die man zu dem Hauptresultate verwerthet, dass „die von Wettstein und seinen Schülern zur Unterscheidung der saisondimorphen Arten der Gattungen *Euphrasia* etc. herangezogenen und betonten Merkmale zur Diagnosticirung dieser Arten unbrauchbar sind", dann ist es nicht gleichgültig, ob man mit einer dieser saisondimorphen Arten oder mit einer saisondimorph nicht gegliederten Art experimentirt; im letzteren Falle sind einfach alle aus den Versuchen in Bezug auf jenen Punkt gezogenen Schlüsse vollständig hinfällig. Und dies trifft bei den hier in Rede stehenden Schlüssen Prof. Heinricher's zu.

Prof. Heinricher hat thatsächlich (wie aus seinen eigenen Angaben und aus seinen Abbildungen zweifellos hervorgeht), nicht mit dem spätblüthigen *A. angustifolius* experimentirt, sondern mit jener Pflanze, welche ich in der angegebenen Arbeit als *A. lanceolatus* bezeichnete und als saisondimorph nicht gegliederte Parallelart des Artenpaares *A. subalpinus* — *A. angustifolius* aufführte. Die Folge davon ist, dass seine gesammten Einwände gegen die Sterneck'schen Diagnosen, die sich auf eine ganz andere Pflanze beziehen, ungerechtfertigt sind, die Folge davon ist, dass der — wie wir gesehen haben — schon logisch unzulässige Schluss 6 jeder Begründung entbehrt, die Folge davon ist, dass Prof. Heinricher's Versuche nicht ein Resultat ergeben, welches mit dem von mir erzielten nicht harmonirt, sondern dass Prof. Heinricher einen ganz unbeabsichtigten, aber glänzenden Beweis für die Richtigkeit einer von mir ausgesprochenen Ansicht erbrachte.

Ich habe nämlich, wie schon erwähnt, die Ansicht ausgesprochen, dass die von mir als *A. lanceolatus* bezeichnete Pflanze als saisondimorph nicht gegliederte Parallelart zu dem Artenpaare *A. subalpinus* — *angustifolius* aufzufassen ist und daher morphologisch in gewissen Merkmalen sich intermediär im Vergleiche mit diesen beiden Arten verhält. Prof. Heinricher hat mit *A. lanceolatus* experimentirt und in seinen Kulturen Pflanzen von jenem intermediären Baue erhalten.

In den vorstehenden Zeilen habe ich wohl zur Evidenz nachgewiesen, dass die Experimente Prof. Heinricher's in Bezug auf die Unterscheidbarkeit der saisondimorphen Arten bei den Rhinanthaceen die von ihm gezogenen Schlüsse nicht berechtigt

erscheinen lassen. Ich möchte aber diese Gelegenheit dazu benutzen, um noch einen anderen Irrthum Prof. Heinricher's, der schon in seiner mehrfach citirten II. Abhandlung hervortrat, richtig zu stellen.

Wie schon erwähnt, beruht die Unterscheidung der früh- und spätblühenden Arten in den Gattungen *Euphrasia, Alectorolophus, Odontites* etc. auf der verschiedenen Blüthezeit resp. Entwickelungsdauer und auf damit Hand in Hand gehenden morphologischen Merkmalen des Stengelbaues (Zahl und relative Länge der Internodien, Verzweigung), der Blattform, Blattlänge und Blattzahl. Schon in dem II. Theile seiner Untersuchungen hat Prof. Heinricher gegen diese morphologischen Merkmale Stellung genommen und ist in dem Abschnitte „Die Bedeutung der Verzweigung für die Unterscheidung der Arten" zu dem Resultate gekommen, „dass die Verzweigung von den Ernährungsverhältnissen so sehr abhängig erscheint, dass sie nur in bescheidenstem Maasse und in der vorsichtigsten Weise diagnostisch verwendbar erscheint. Für die parasitischen Rhinanthaceen liegt es gewissermassen in den Händen des Experimentators, die verschiedensten Stufen je nach den Ernährungsbedingungen zu ziehen, — von der unverzweigten, zwergigen und wenigblüthigen bis zur reichverzweigten und ausserordentlich reich blühenden. Es ist nicht zu leugnen, dass gewisse Arten unter gleichmässigen guten Lebensbedingungen sich einerseits zu einer grossen, andererseits zu einer geringeren Verzweigung geneigt zeigen . . ." Insofern, als diese Ausführungen etwas selbstverständliches (die Möglichkeit der Modification durch Ernährungsverhältnisse) und allgemein bekanntes enthielten, waren sie überflüssig; immerhin enthielten sie noch die Concession, dass „gewisse Arten sich . . . zu einer grösseren oder geringeren Verzweigung geneigt zeigen". In seiner neuesten Publication ist Prof. Heinricher auch in diesem Punkte viel schärfer und — viel mehr im Unrecht. Zunächst bezeichnet er es als auffallend, dass ich in meinen „Descendenztheoretischen Studien, I" den eben erwähnten Abschnitt seiner Abhandlung II mit keinem Worte erwähnte (p. 311) und dann bezeichnet er, wie schon erwähnt, die zur Unterscheidung der saisondimorphen Arten benutzten Merkmale ohne jene concedirende Einschränkung einfach als unbrauchbar (p. 312).

Die ersterwähnte Behauptung beruht auf einem mir ganz unverständlichen Irrthume, die zweite ist unbegründet. Ich habe in meiner erwähnten Schrift die Heinricher'schen Ausführungen

nicht nur erwähnt, sondern habe über dieselben in der Anmerkung zu p. 322 (p. 18 der Sep.-Abdr.) folgendes gesagt:

„Ich möchte die Gelegenheit der Erwähnung dieser Abhandlung (nämlich der Heinricher'schen „Grünen Halbschmarotzer, II“) benützen, um einen recht überflüssigen Einwand, den Heinricher bei diesem Anlass macht, zurückzuweisen. Bei meinen eigenen Untersuchungen über *Euphrasia* und *Gentiana*, bei jenen Sterneck's über *Alectorolophus* und jenen Hoffmann's über *Odontites* hatte sich herausgestellt, dass die spätblühenden Arten sich durchwegs durch reichere Verzweigung von den frühblühenden unterscheiden. Heinricher giebt das selbst zu, sagt aber dann, „dass die Verzweigung von den Ernährungsverhältnissen so sehr abhängig erscheint, dass sie nur in bescheidenstem Maasse und in der vorsichtigsten Weise diagnostisch verwendbar erscheint.“ Er leitet diesen Einwand, den er recht ausführlich behandelt, davon ab, dass bei kümmerlicher Ernährung auch unverzweigte Exemplare von spätblühenden Arten, bei recht üppiger Ernährung auch stärker verzweigte Exemplare von frühblühenden Arten vorkommen. Das ist etwas allbekanntes und selbstverständliches, ist aber nicht im entferntesten ein berechtigter Einwand. Jeder die Verhältnisse in der Natur beobachtender Naturforscher weiss doch, dass je nach den Ernährungsverhältnissen solche Variationen vorkommen, jeder Systematiker weiss, dass Diagnosen die normaler Weise und am häufigsten vorkommenden Fälle zu berücksichtigen haben und unmöglich alle vorkommenden individuellen Abweichungen berücksichtigen können. — Ein recht einfaches Beispiel wird dies klar machen. Jeder weiss, dass für *Hyacinthus orientalis* die traubige Inflorescenz charakteristisch ist, jeder hat schon gelegentlich dürftig ernährte einblüthige *Hyacinthus*-Stengel gesehen, trotzdem wird wohl niemand sagen: „das Merkmal der in Trauben stehenden Blüthen ist nur im bescheidensten Maasse und in der vorsichtigsten Weise diagnostisch verwendbar.“ — Dass die stärkere Verzweigung der spätblühenden Formen nicht durch Ernährungsverhältnisse allein bedingt ist, geht zur vollsten Evidenz daraus hervor, dass die Anlagen der axillären Sprosse sich schon in der überwinternden Knospe finden, wie ich dies bei *Gentiana Rhaetica* constatiren konnte.“

Ich glaube nicht, dass dies ein auffälliges Nichterwähnen ist. Ich habe auch dieser Abwehr nichts wesentliches hinzuzufügen.

Dass Pflanzen je nach Ernährungs- und Standortsverhältnissen stark variiren, ist doch allgemein bekannt, dass eine Diagnose nicht auf alle diese Variationen Rücksicht nehmen kann und dass es ein werthloser Verbrauch an Papier und Druckerschwärze wäre, wenn man aller solcher Variationen gedenken wollte, ist doch ebenso sicher. Wir haben bei der Anfertigung der Diagnosen der saisondimorphen Arten das Bestreben gehabt, sie durch Merkmale, welche der Mehrzahl der normal entwickelten Individuen zukommen, zu charakterisiren; wir haben selbstverständlich dabei angenommen, dass von Fachgenossen diese Diagnosen mit jenem Verständniss, das auch nur einige Erfahrung in systematischen Dingen bringt, benutzt werden. Wir konnten dies umso mehr voraussetzen, als es sich hier vielfach um Unterscheidung subtiler Rassenmerkmale handelt, um die sich der Anfänger und Laie nicht kümmert. Die ausführlichen Darlegungen Prof. Heinricher's über die nicht absolute Sicherheit der Merkmale wäre berechtigt, wenn ich irgendwo behauptet hätte, dass jene Merkmale immer zutreffen, wenn das Resultat, zu dem ich gelangte, falsch wäre oder wenn Prof. Heinricher bessere Merkmale anzugeben wüsste. Das ist alles nicht der Fall.

Ich habe an zahlreichen Stellen auf die Variabilität der Euphrasien gerade in den hier in Betracht kommenden Merkmalen hingewiesen[1]).

---

1) Ich verweise nur beispielsweise auf folgende Stellen meiner Monographie der Gattung *Euphrasia*: p. 118, bei *E. coerulea*, einer frühblühenden Art: „sie wechselt je nach dem Standorte naturgemäss in der Höhe und Verzweigung des Stengels, in der Breite des Blattes“ etc. — p. 123, bei *E. nemorosa*, einer spätblühenden Art: „Durch dichten Wuchs oder abnorme Standortsverhältnisse entstehen mitunter schlanke, kaum verzweigte Exemplare.“ — p. 133, bei *E. curta*, einer spätblühenden Art: „Ab und zu vorkommende schlanke und wenig verzweigte Exemplare.“ — p. 198, bei *E. montana*, einer frühblühenden Art: „Die Mannigfaltigkeit beschränkt sich auf den Mangel oder das Vorhandensein der Verzweigung, auf die wechselnde Blüthenfarbe u. dgl.“ — p. 191, bei *E. Rostkoviana*, einer spätblühenden Art: „Es ist begreiflich, dass bei der grossen Verbreitung und der Verschiedenheit der Standorte die Pflanze ziemlich formenreich ist.“ Und nun folgt die Beschreibung der zum Theile durch Verzweigungsverhältnisse sich unterscheidenden Formen. — Sterneck gebraucht an der Stelle seiner ersten Publication, in der er den Unterschied zwischen früh- und spätblühenden Arten erläutert (Oesterr. botan. Zeitschr. 1895, p. 45), fast bei jedem Merkmale das Wort „meist“ und „oft“. — Ausführlichst äussert sich Sterneck über die Variabilität der Merkmale in seiner Monographie p. 17. Diese Publication konnte zwar Prof. Heinricher noch nicht kennen; ich citire sie auch nur, um Sterneck's Ansichten zu zeigen.

Prof. Heinricher giebt selbst zu, dass die Unterscheidung der saisondimorphen Arten berechtigt ist[1]).

Prof. Heinricher gesteht selbst, dass ihm eine scharfe Charakterisirung derselben durch andere Merkmale nicht möglich ist[2]). Andererseits habe ich auf Grund der von mir fixirten Merkmale in Tausenden von Fällen eine Bestimmung vornehmen können, und sind zahlreiche andere Fachcollegen zu demselben Resultate gelangt.

Erwägt man ferner, dass die Einwände Prof. Heinricher's in seiner jüngsten Arbeit dadurch entwerthet werden, dass er mit unrichtig bestimmten, zufälliger Weise das Entgegengesetzte beweisenden Pflanzen arbeitete, so wird man mir zugeben, wenn ich seine Angriffe bezüglich der Anwendbarkeit der von mir zur Unterscheidung der saisondimorphen Arten herangezogenen Merkmale als unzutreffend bezeichne. Diese Merkmale sind nicht, wie Prof. Heinricher sagt, unbrauchbar, sondern sie sind brauchbar, sie sind die einzigen brauchbaren, die bisher gefunden wurden, aber sie müssen mit jenem Verständnisse und jener Vorsicht gebraucht werden, die bei Untersuchungen über in jüngster Zeit entstandene, morphologisch noch nicht sehr stark differirende Rassen eine selbstverständliche Voraussetzung ist.

Wien, den 3. April 1902.

1) Die grünen Halbschmarotzer, IV, p. 304: „Sowie ich indess hinsichtlich der Arten *O serotina* und *O verna* auf Grund der Kulturversuche zu der Erkenntniss gekommen bin, dass es in der That verschiedene Arten sind, so gebe ich dies auch bezüglich des Artenpaares *A. lanceolatus* und *A. angustifolius* zu."

2) p. 305: „Allein die Diagnostik der beiden Arten ist keine leichte und am schwierigsten ist es, präcise Merkmale herauszufinden, die demjenigen, der die Arten nicht genauer studirt hat, auf dem Wege eines Bestimmungsschlüssels ein sicherer Führer sein könnten." „Am besten dürften die beiden Arten nach Kelch und Bracteen, wie ich glaube, unterscheidbar sein." „An meinem reichen Herbarmaterial ist im allgemeinen *A. lanceolatus* durch ein freudigeres, helleres Grün gegenüber dem sich mehr graugrün, selbst schwärzlich verfärbenden *A. angustifolius*, also durch geringeren Gehalt an Rhinanthin ausgezeichnet. Auch dieses Merkmal dürfte indess bedeutenden, individuellen Schwankungen unterliegen."

Berichtigung.

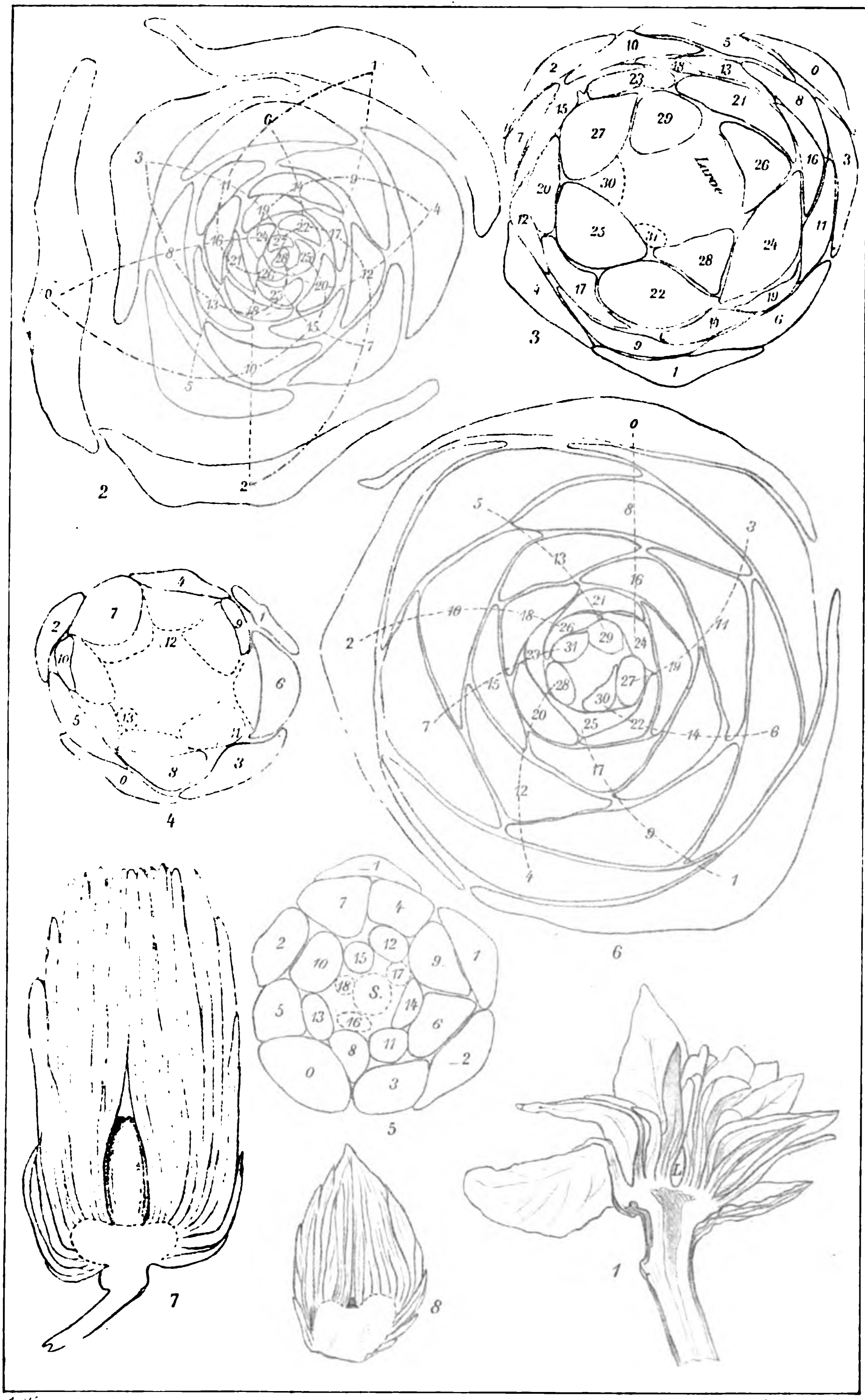
Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXXVII, Heft 3.

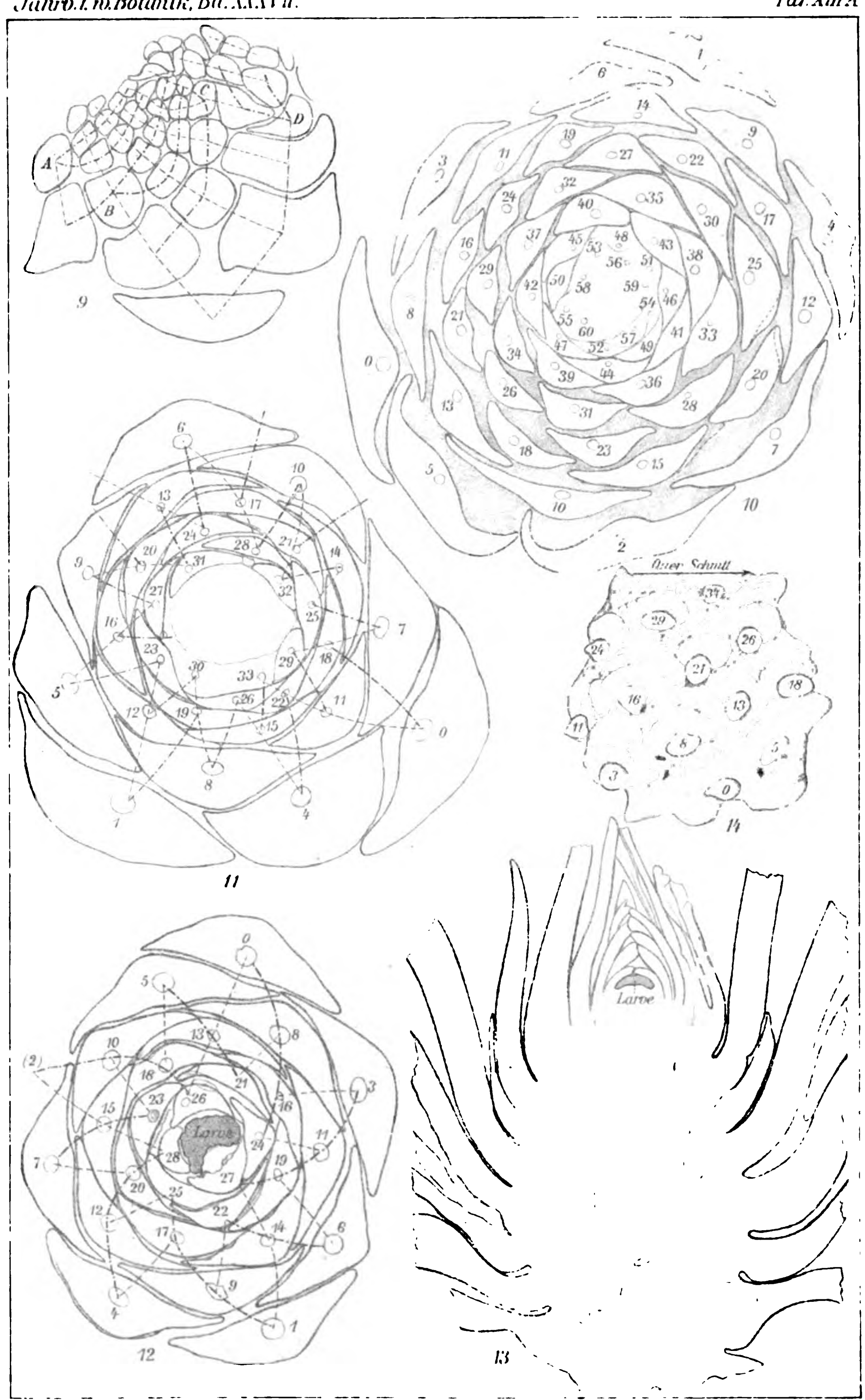
p. 393, Zeile 7 v. unten: statt 10% Huminsäure — 1% Huminsäure.
Zeile 5 v. unten: statt 0,2% Rohrzucker — 2% Rohrzucker.

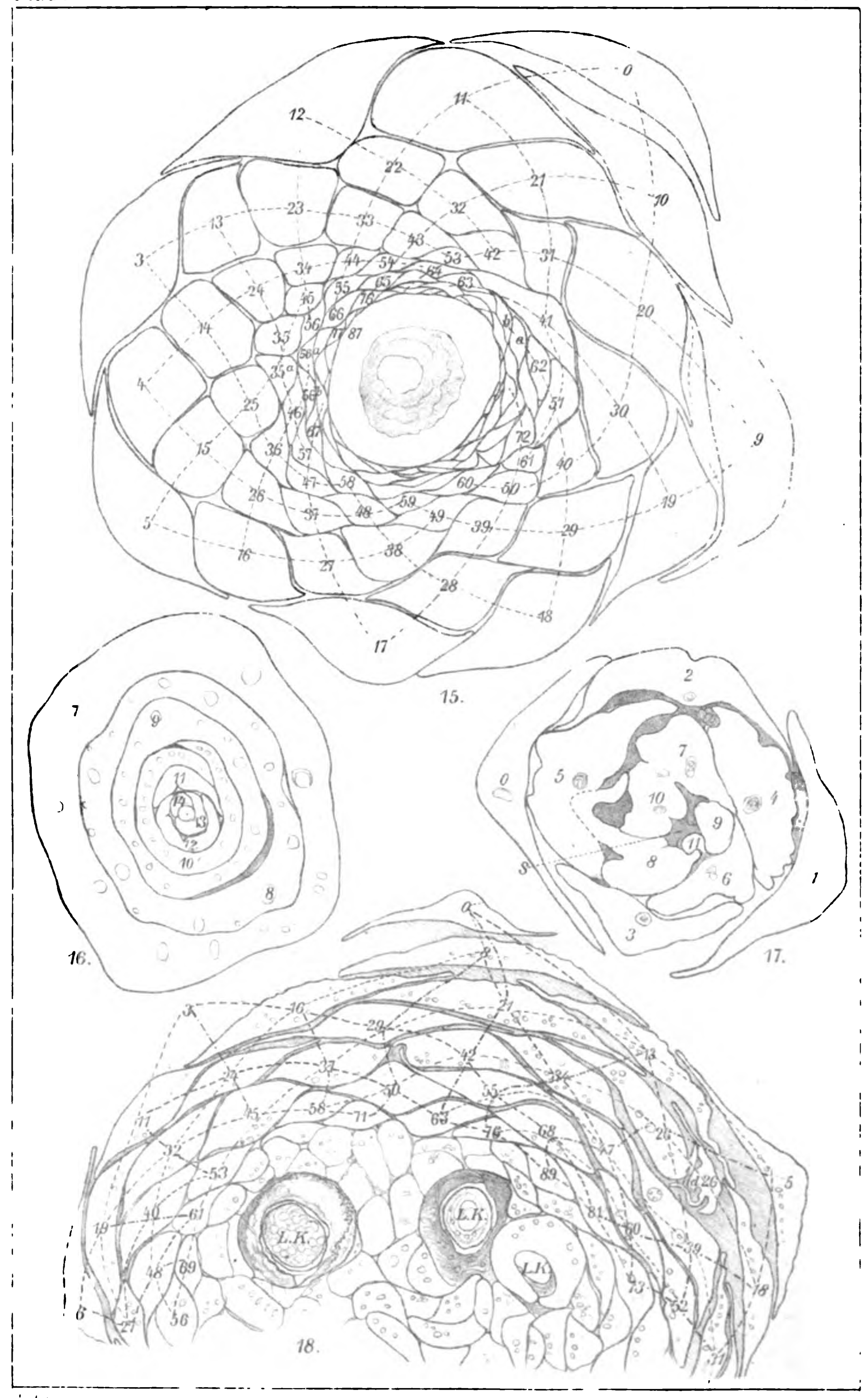
Druck von E. Buchbinder in Neu-Ruppin.

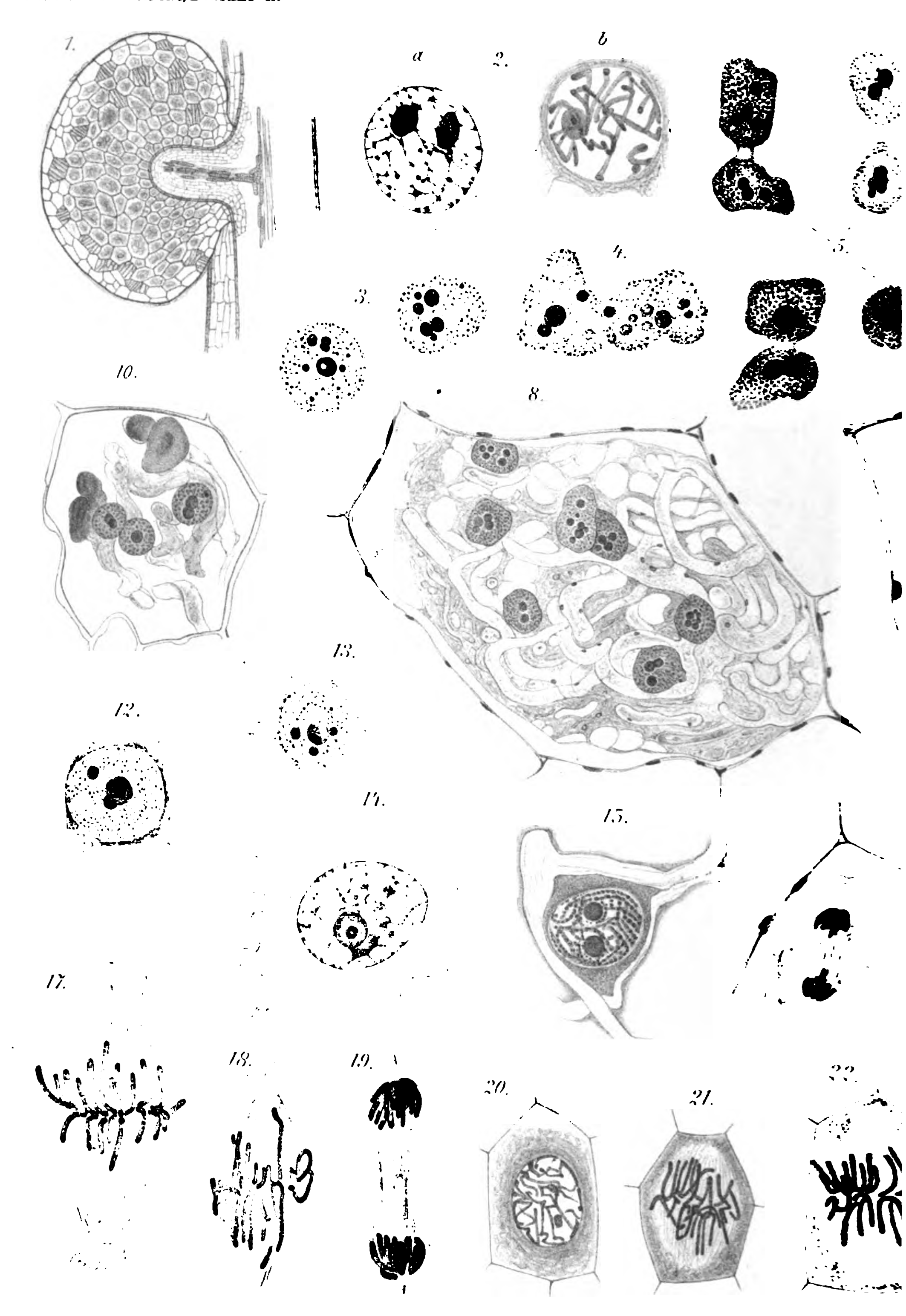
Inhalt

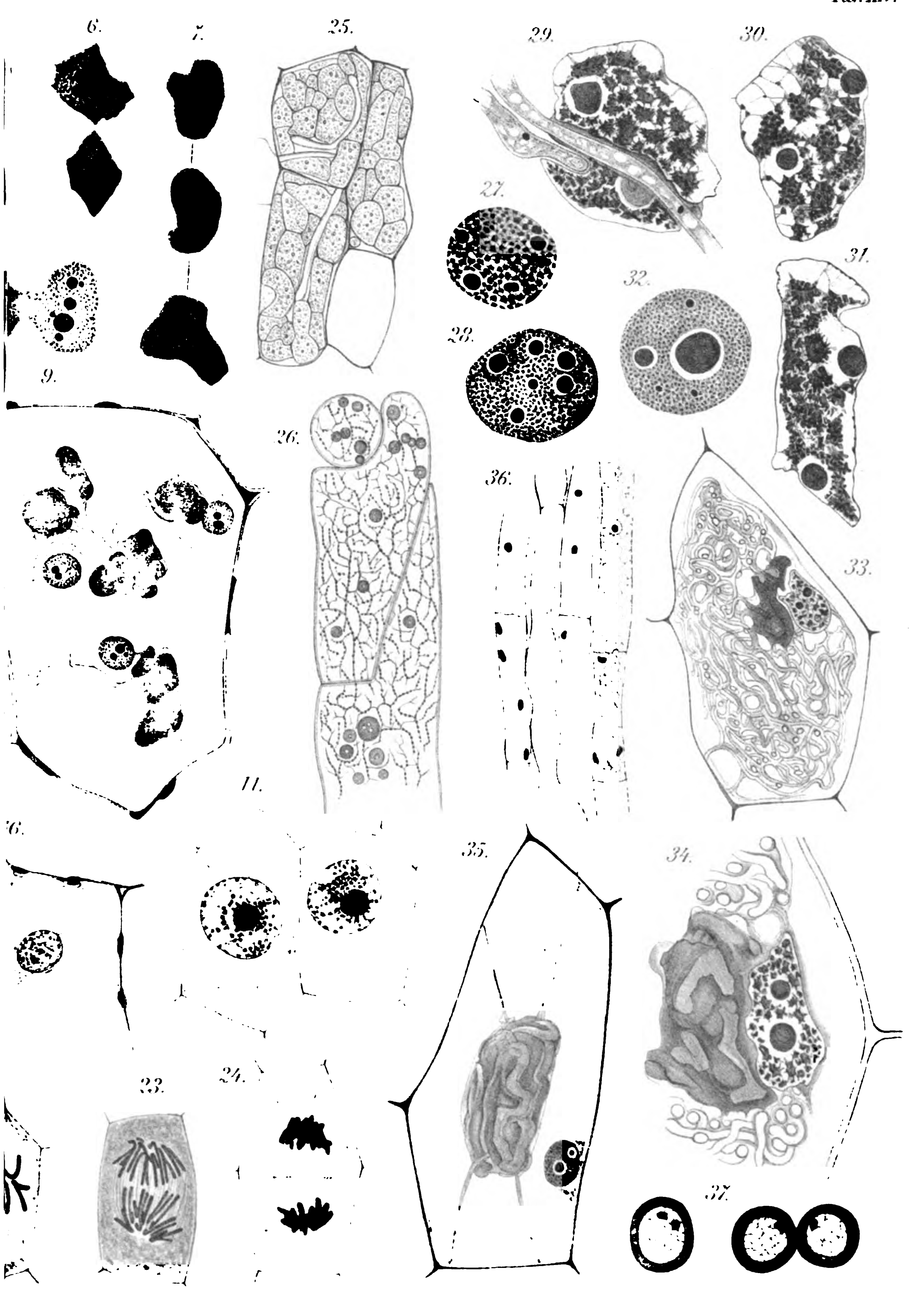
des vorliegenden 4. Heftes, Band XXXVII.

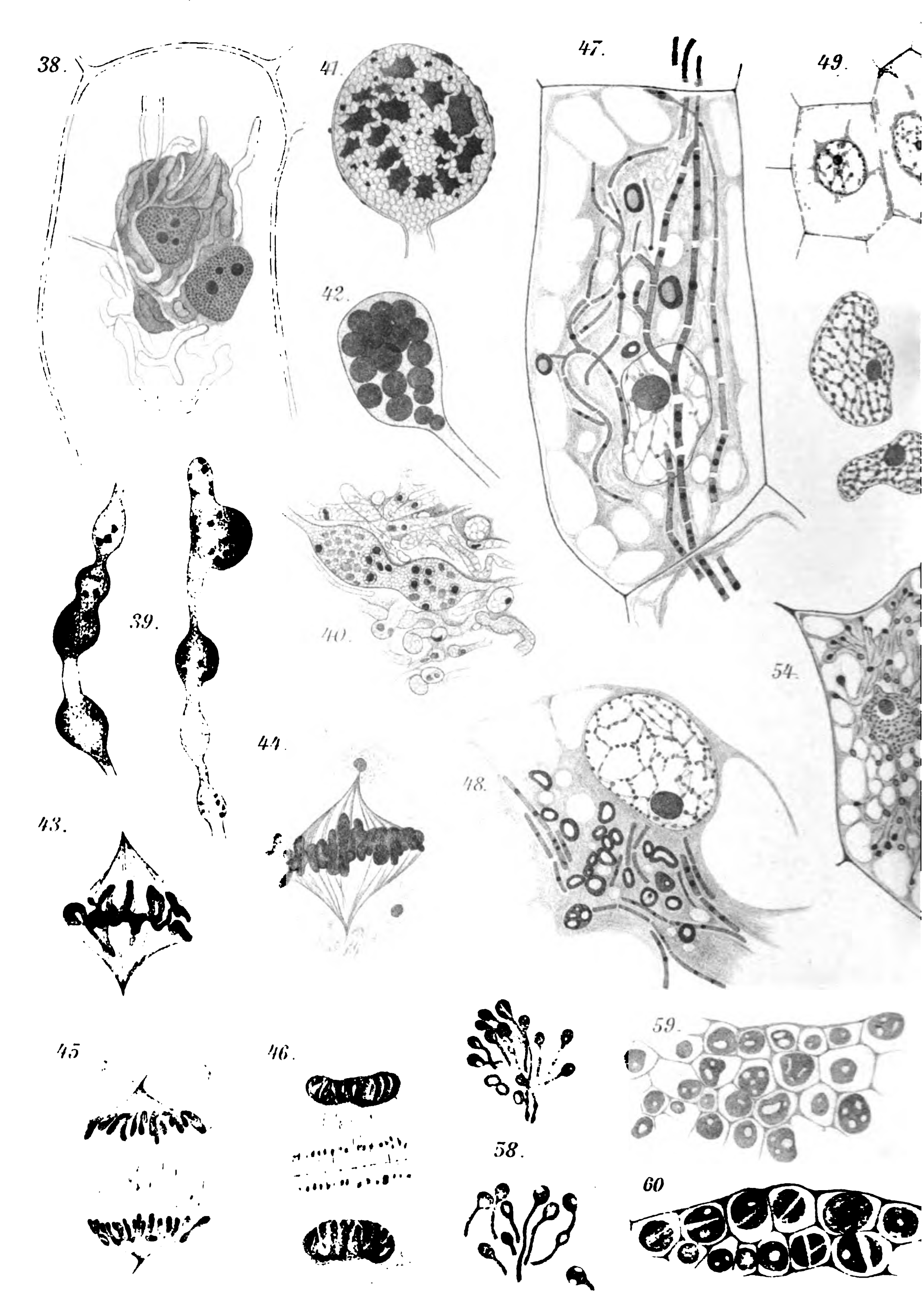




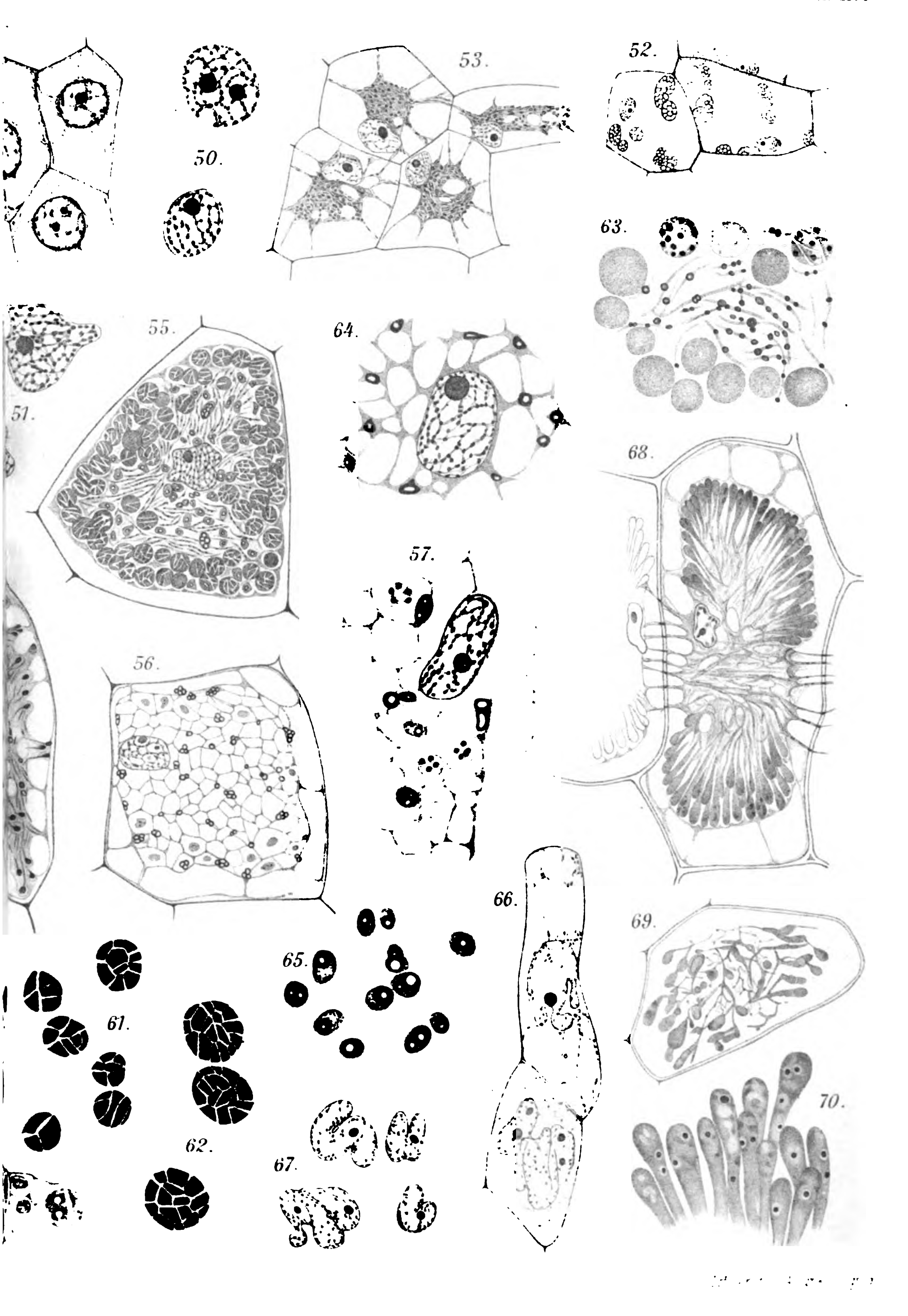

15.
16.
17.
18.
L.K.


1.
a
2.
b
3.
4.
5.
10.
8.
13.
12.
14.
15.
17.
18.
19.
20.
21.


6.
7.
25.
29.
30.
27.
31.
32.
28.
9.
26.
36.
33.
11.
6.
35.
34.
23.
24.
37.



K. S... del.


50.
53.
52.
63.
55.
64.
51.
68.
57.
56.
66.
69.
65.
61.
70.
62.
67.